Der Phasenwechsel des Rheinlachses
(Salmo salar L.)

unter besonderer Berücksichtigung des Ernährungsapparates

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Hans MISLIN

AUS BASEL

BUCHDRUCKEREI ALBERT KUNDIG, GENF

1941

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546710_0082

Der Phasenwechsel des Rheinlachses
(Salmo salar L.)

unter besonderer Berücksichtigung
des Ernährungsapparates

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Hans MISLIN

AUS BASEL

BUCHDRUCKEREI ALBERT KUNDIG, GENF

1941

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. E. Handschin.

Basel, den 23. Mai 1939.

Prof. Dr. P. Ruggli,
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Separatabdruck aus *Revue suisse de Zoologie*, Bd. 48, Suppl. 1941.

Meiner Mutter

und dem Gedächtnis meines Vaters.

CURRICULUM VITAE

Als Sohn des aus dem grenznahen Oberelsass stammenden Achilles Mislin und der aus dem Baselland stammenden Marie Mislin geb. Vogt, wurde ich Hans Mislin am 24. Mai 1907 in Basel geboren.

Primar- und Mittelschulen wurden in Basel, ein Teil der Oberstufe im Hochalpinen Lyzeum in Zuoz (Engadin) besucht. Bei einem längeren Aufenthalt im Waadtland und anschliessend in Basel wurde die Eidgenössische Maturität vorbereitet, welche im Herbst 1928 in Aarau bestanden worden ist. Das Zoologiestudium wurde in Basel bei Prof. F. Zschokke begonnen und bei Prof. A. Portmann abgeschlossen.

Je ein Semester in Wien und Prag bei Prof. H. Cysarz war theoretischen Studien vorbehalten. Fünf Spezialkurse für marine Zoologie des Mittelmeeres standen in Banyuls-sur-Mer und in Villefranche unter der Leitung von Prof. A. Portmann (Basel). Mehrere fischereiwissenschaftliche Studienreisen an den Niederrhein, an die Nordsee (Hollandsch' Diep und Helgoland) und an die Samlandküste der Ostsee (Königsberg-Neukuhren) in den Jahren 1934, 1936 und 1938 wurden im Zusammenhang mit Forschungen über den Rheinlachs durchgeführt. Seit 1938 bin ich 1. Assistent der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 48, fascicule supplémentaire. — Juillet 1941.

Der Phasenwechsel des Rheinlachses (*Salmo salar* L.)

unter besonderer Berücksichtigung des Ernährungsapparates

von

Hans Mislin

Basel.

Mit 60 Textabbildungen und 7 Tabellen.

INHALT

Seiten

Vorbemerkung 2

I. Einleitung. Die Ernährungsformen 3

II. Methodik

a) Reisen, Lachsfang und Materialbeschaffung 9

b) Technik 16

III. Beschreibender Teil

A. Die Lebensphasen des Rheinlachses

1. Das Salm-Lachsproblem. 20
2. Die Jugendphase 29
3. Der Phasenwechsel 37
4. Die Stadienreihenfolge der Spätphase 41

B. Die Synchoniephase

1. Der Verdauungsschlauch 69
2. Die Wandlungen des Golgikörpers 92
3. Die Gallenblase und ihre Veränderungen . . 102
4. Die synchonische Hyperämie und Anämie . . 121
5. Das Pankreas 138

IV. Theoretischer Teil
A. Die bisherigen Auffassungen über das Darmverhalten beim Rheinlachs 143
B. Die Hierarchie der Organsysteme und das Dominanzproblem 157
V. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse 175
VI. Literaturverzeichnis 178

Vorbemerkung.

Allen voran und von ganzem Herzen möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Adolf Portmann danken, für seine geistige Führung im Studium und seine wissenschaftliche Lenkung meiner Arbeit in methodischer und empirischer Hinsicht.

Bestens danke ich Herrn Prof. Dr. H. Boschma, in Leyden, für die grosszügige Überlassung des zoologischen Laboratoriums während meiner holländischen Lachsfänge. Ebenso Herrn Prof. Dr. W. Willer, Herrn Prof. Lehmann und Herrn Dr. Quednau vom Fischerei-Institut der Universität Königsberg für die Ermöglichung meines Aufenthaltes in der Seefischerei-Station Neukuhren an der Samlandküste. Besonders danke ich auch Herrn Prof. O. Koehler für den Arbeitsplatz im Zoologischen Institut der Universität Königsberg. Der biologischen Station auf Helgoland verdanke ich die besonders sorgfältige Konservierung der Eingeweide eines Nordseelachses aus dem Aquarium. Prof. G. Alm, in Stockholm, verdanke ich die Zusendung konservierter Lachsdärme aus Südschweden und Herrn Dr. R. S. Clark, vom Meereslaboratorium in Aberdeen, die Beschaffung des schottischen Materials. Meinen herzlichen Dank spreche ich auch Fräulein cand. phil. H. Sandreuter aus für die Herstellung eines Teils der Zeichnungen, ebenso Herrn Universitätszeichner Dressler und Herrn T. Rebholz. Ganz besonders danke ich auch Fräulein A. Wimmer für ihre Assistenz bei der schwierigen Materialbeschaffung in Holland.

Gerne gedenke ich auch der Basler Fischer mit den alten Salmenwoogen, der badischen und elsässischen Fischer mit den Spreitgarnen, der holländischen Fischer, der Neuen Merwede mit ihren

„Zeelen" und endlich der Ostseefischer mit den Treibnetzen, die alle Sorge trugen, die Fische unversehrt und lebendig in meine Hände zu bringen.

I. EINLEITUNG

Die Ernährungsformen.

Die zwei extremen Lebensphasen, welche der Lachs während seines Meeraufenthaltes einerseits und während seiner Flusswanderung andererseits durchläuft, waren bis jetzt nie Gegenstand einer zoologischen Analyse unter dem Gesichtspunkte eines zusammenhängenden Stadienablaufs. Die einseitig auf die Wanderungsursache zugespitzte Fragestellung hat eine Reihe positiver Ergebnisse gezeitigt, welche aber nicht geeignet sind, die so schroff entgegengesetzten Zustände der „Fressphase" und „Hungerphase" des Lachses in einem grösseren Zusammenhang einzuordnen. Die Beschäftigung mit diesem extremen Verhalten von *Salmo salar* L. und einiger verwandter Arten führte uns zur Einsicht, dass sowohl die Phylogenie wie auch das Wandertriebphänomen dieses Salmoniden erst dann eine erfolgreiche Bearbeitung finden können, wenn die einzelnen Lebensabschnitte des Lachses in ihrem Eigenwerte als Teile des ganzen Zyklus erfasst worden sind. Die folgende Untersuchung geht aus von der Tatsache, dass Ernährung auch die sogenannten „Hungerphasen" begleitet und dass ein Tier, welches während seiner verschiedenen Lebensphasen extreme Ernährungsformen aufweist, besonders geeignet ist zur Untersuchung des Zusammenhanges der verschiedenen Zustände. Es ist ja klar, dass „Ernährung" erst von dem Augenblick an für eine biologische Analyse einer Tierform fruchtbar wird, wo sie nicht nur die normalen und regelmässigen minimalen Schwankungen zeigt, sondern wo sie extreme Variationen der Ernährungsform ausgebildet hat.

Grundsätzlich müssen wir den „allgemeinen Ernährungsvorgang" in zwei Richtungen sehen. Demzufolge sprechen wir bei der aktiven Aufnahme körperfremder Substanz von der „äusseren Ernährung" und bei der Einstellung der äusseren Nahrungsaufnahme von der „inneren Ernährung". Diese zwei grossen Ernährungssysteme haben mannigfaltige Verwirklichungsformen gefunden.

Das System der äusseren Ernährung ist charakterisiert durch die mittelbare Ernährung. Die Systemnatur der äusseren Ernährung ist eine ausgesprochen offene.

Zwei spezifische Formen sind innerhalb dieses Systems möglich:

1. Die enterale Ernährung: Die Ernährung mittelst des Ernährungs- und Verdauungsapparates im engeren Sinne.

2. Die parenterale Ernährung: Die Nahrungsaufnahme mittelst Körperoberflächenorgane (Haut, Kiemen).

Das System der inneren Ernährung ist dagegen ausgezeichnet durch die Tatsache, dass von aussen keinerlei Nahrungsstoffe zugeführt werden. Dadurch ist die Verteilung der Nährstoffe eine direkte und unmittelbare. Die Natur des Systems der inneren Ernährung ist charakterisiert durch ihren geschlossenen Charakter.

Auch innerhalb dieses Systemkreises haben wir zwei bezw. drei Ernährungsformen von ausgesprochenem Eigenwerte zu unterscheiden.

1. *Die embryonale und larvale Ernährung mittelst Dotterorgan:* Sie ist in der Regel als rein embryologisches Phänomen bearbeitet worden und nicht unter dem vergleichend ernährungsbiologischen Gesichtspunkt. Wir haben in dieser Ernährungsform im Verlaufe der Ontogenese eine erste Verwirklichungsform der inneren Ernährung zu sehen.

Die Phase der Dottersackernährung bei den Salmoniden hat bereits durch Willer (1934) eine erste Bearbeitung erhalten. Die intraoval begonnene Dottersackphase ist auch extraoval nur eine bestimmte Zeit in reiner Form vorhanden. Vom letzten Drittel des Dottersackrestes an wird in stetiger Steigerung körperfremde Nahrungssubstanz aufgenommen. Die vorläufig noch mitwirkende Dotterorganernährung wird allmählich ganz von der äusseren Ernährung abgelöst. Dieser Ernährungsmischtypus von ausgesprochenem Uebergangscharakter zeigt deutlich, dass die von uns bewusst schematisch aufgeteilte Ernährungszyklik wohl die wesentlichsten Punkte herausstellt, nicht aber die Zusammenhänge der einzelnen Phasen bereits im Schema selbst festhalten kann. Sklover versuchte die Phase dieser larvalen Übergangsernährung

genauer zu fassen, indem er sie als Periode der „ersten Fülle" bezeichnet hat.

2. *Die reine Selbstzehrung:* Ernährungsbiologisch gesehen wird in diesem Falle, im Unterschied zur Ernährung mittelst Dotterorgan, kein eigentliches spezifisches Ernährungsorgan abgebaut, sondern der Organismus greift auf sämtliche Reservedepots und beansprucht dabei alle Organsysteme. Der fundamentale Gegensatz, der zwischen der inneren und äusseren Ernährung besteht, ist bis heute nie genügend hervorgehoben worden. Dabei muss es doch auffallen, dass der Organismus, sobald er sich im Zustande der inneren Ernährung befindet, weitgehend milieuunabhängig geworden ist. Diese verhältnismässige Autonomie liefert ihm zweifellos einen beachtenswerten Betrag an freier Energie für andere Leistungen. Die animalen Akte der Nahrungssuche, Nahrungsaufnahme und mechanischen Verarbeitung der Nahrungsstoffe sind für das Tier in höchstem Masse von ausschliesslicher Beanspruchung und zwingen das Individuum vollständig in ihren Funktionskreis. Auf Grund dieser Tatsachen kommt dem Zustande der inneren Ernährung, insofern er als Selbstzehrung ohne äusseren Zwang in der freien Natur vorkommt, eine spezielle und positive biologische Bedeutung zu (Winterschlaf, Trockenstarre, gewisse einfache Formen von „Brunft-Hunger").

3. *Die Synchonie:* Für den „Hungerzustand", wie er nun beim Lachs auftritt, ist aber der Begriff der „Selbstzehrung" zu allgemein gefasst und zu wenig kennzeichnend, da er nur einen Teil des Gesamtvorgangs betrifft. Bereits F. Miescher (1889) hatte sich bei seiner Beschreibung des „Hungerphänomens" beim Rheinlachs gezwungen gesehen, eine genauere Namensgebung einzuführen. Um wenigstens das Hauptmerkmal des physiologischen Vorganges zu charakterisieren, führte er den Begriff der „Liquidation" ein, welcher die Einschmelzung von organisiertem Muskeleiweiss in unorganisiertes Eiweiss in die Blutbahnen betonen will. Der Begriff einer „Liquidation" erweist sich aber vom ernährungsbiologischen Standpunkt aus als ungeeignet, da er das Phänomen dieser spezifisch inneren Ernährung zu sehr physiologisch fasst. Um eine biologische Darstellung des Vorgangs zu geben, muss die Fülle der übrigen Tatsachen mitbeachtet und in den Begriff selbst aufgenommen werden.

Wir haben uns deshalb zu einer neuen Begriffsbildung entschliessen müssen, welche, wie wir hoffen, geeignet ist, erstens einmal die Besonderheit des Phänomens zu bezeichnen und welche überdies so allgemein umfassend bleibt, dass sie den Vorgang nicht nur durch ein einziges Merkmal charakterisiert, sondern ihn als Mannigfaltigkeit von einzelnen zusammengehörigen Erscheinungen auffasst.

Die Periode der inneren Ernährung des Lachses ist durch folgende Merkmale ausgezeichnet: Erstens wird sowohl während seiner anadromen wie auch während seiner katadromen Wanderungen keinerlei Nahrung von aussen aufgenommen, nicht enteral aber auch nicht parenteral, wie Pütter (1922) behauptet hat. Zweitens werden die Fettdepots sowohl der Muskulatur wie auch der Darmaussenseite sukzessive aufgebraucht. Vor allem aber wird das Eiweiss der Seitenrumpf- und Bauchflossenmuskulatur teils zum Energiestoffwechsel und teils zum Aufbau der Gonaden verwendet. Es wird also die körpereigene Substanz nicht nur im Prozess der Selbstzehrung eingeschmolzen und aufgebraucht, wie das neben den physiologisch hungernden etwa auch bei experimentell hungernden Tieren der Fall ist, sondern die gleichsam frei gewordene Substanz wird durch den Kreislauf an ein neues Assimilationszentrum transportiert (eigentliche Liquidation). Drittens treten Neubildungen und Veränderungen am Schädel auf (Laichhaken des Männchens, Veränderung des Rostrums bei beiden Geschlechtern und Zahnwechsel). Besonders die Wachstums- und Umwandlungsvorgänge am Skelettsystem stellen ausserordentliche Leistungen des Organismus dar, wie neuerdings Tschernawin (1935) eingehend dargetan hat. Aus letzterem Sachverhalt geht hervor, dass diese „Hungerphase" nicht nur eine Variante der Selbstzehrung darstellt, sondern mit dem „Metamorphose-Hunger" zusammen eine besondere und eigengesetzliche Ernährungsform verkörpert.

Die Ernährungsform dieser Phase beim Lachs wurde bisher mit dem sehr irreführenden Worte des „Hungerzustandes" bezeichnet. Da es aber geradezu das auszeichnende Moment dieses Zustandes ist, dass der „Hunger" oder „Appetit" im psychologischen Sinne des „Appetit" fehlt, dürfen wir diesen affektgeladenen Begriff nicht weiter verwenden. Von medizinischer Seite wäre der Zustand des Lachses, der uns hier beschäftigt, mit Inappetenz oder Anorexie

zu charakterisieren. Auch der sehr richtige und wertvolle Begriff der „Selbstzehrung“ könnte, wie wir gesehen haben, nur einen einseitigen Sachverhalt dieses Gesamtvorganges bezeichnen. Da aber das Phänomen des „Hungers“ beim Lachs, Substanzeinschmelzung und gerichteten Stofftransport verbindet, verwenden wir im folgenden den von uns neu geprägten Begriff der S y n c h o n i e.

Das Wort ist vom griechischen Verbum *synchonomai* abzuleiten, welches die Bedeutung des Einschmelzens wie auch des Zusammen- oder Hinfliessens hat. Der Doppelbedeutung dieses Wortes entspricht die Doppelleistung unseres Vorganges beim Lachs.

Dieses von uns geschaffene Einteilungsprinzip hat die Aufgabe, gewisse absolut einmalige Fälle der totalen inneren Ernährung, bei denen Organneuaufbau stattfindet, zu fassen. Wir sind uns auch völlig bewusst, dass die überspitzte Anwendung des Synchonie-Begriffes eine Gefahr bedeuten würde und genau so verfehlt wäre, wie seine allzu ausgedehnte Verwendung. Wir wissen auch, dass es nicht einfach die „Synchonie an sich“ gibt, sondern nur eine Mannigfaltigkeit von Synchoniefällen, von besonderen Abstufungen, wie sie alle Lebensprozesse aufweisen. Auch gibt es Übergangsformen synchonieartiger innerer Ernährung, wo man noch nicht, oder aber bereits von Synchonie sprechen müsste. Das zeigt sich sehr deutlich bei den verschiedenen Formen des „Brunft-Hungers“ der œstrischen Inanition, und besonders auch beim „Laichzeitfasten“ vieler Fische und ganz speziell bei den Salmoniden, wo viele Grenzfälle vorkommen, die nur teilweise vom Synchoniebegriff erfasst werden können.

H. Gnuschke (1936) hat bei den Bachforellen, welche zur Laichzeit im Zustande der Selbstzehrung sind, dennoch im Darm Nahrungsreste gefunden. Trotzdem müssen wir auch bei den Forellen von Synchonie sprechen, da nach den Gewichtsbefunden und nach den chemischen Analysen, die Gnuschke durchgeführt hat, am Aufbau der Gonaden das Fett der Muskulatur, ferner die Leber, die Milz wie auch das Eiweiss der Muskulatur beteiligt sind. Ob diese Forellen bloss noch Gelegenheitsnahrung aufnahmen oder ob sie die Nahrung eigentlich gesucht haben, konnte von Gnuschke nicht entschieden werden. Entscheidend aber ist für uns vor allem, dass zusammen mit der inneren Ernährung gleichzeitig Organneubildung stattfindet.

Fassen wir das Bisherige zusammen, so haben wir es mit fünf grundsätzlich verschiedenen Ernährungsformen zu tun, die nochmals in Tabelle 1 zusammengestellt seien.

Tabelle 1.

Die fünf Haupternährungsformen:

1. Enterale Ernährung	äussere Ernährung: offenes System.
2. Parenterale Ernährung	
3. Embryonale („larvale") Ernährung mittelst Dotterorgan	Innere Ernährung: geschlossenes System.
4. Reine Selbstzehrung	
5. Synchonie	

Der Lachs zeigt in seinem Individualdasein vier der oben angeführten Ernährungsformen und damit wohl alle möglichen Formen, welche bei Wirbeltieren überhaupt vorkommen. Eine parenterale Ernährung, wie sie Pütter und seine Schüler vermutet haben, konnte jedenfalls für die „Hungersalmoniden" nicht nachgewiesen werden und bleibt für die Fische überhaupt als typische Ernährungsform äusserst fraglich, wenn nicht sogar gänzlich unmöglich. Der Umstand, dass der Lachs diese reich gegliederte Ernährungsbiologie aufweist, macht ihn nun zum besonders interessanten Objekt für das Studium der einzelnen Ernährungsformen. Auf Grund dieser Tatsache ist er auch speziell geeignet für die Untersuchung des von uns zum Ausgangspunkt dieser Arbeit genommenen Phasenwechsels.

Damit sind wir bei der eigentlichen Fragestellung unserer Arbeit angelangt. Die Tatsache des extremen Ernährungsphasenwechsels führte zu folgender Hauptfrage:

Wie weit zeigt sich die physiologische Variationsbreite der funktionellen Abläufe in der Ausgestaltung des zugehörigen Apparates ?

Aus dieser allgemeinen Fragestellung ergaben sich zwei Einzelfragen, deren Beantwortung wir versucht haben.

1. Welche Erscheinungen im topographisch-anatomischen Bilde der Organe lassen sich erkennen ?

2. Wie äussert sich der Phasenwechsel im histologischen Bilde der Organe ?

In den folgenden Abschnitten wird der Verdauungsapparat im allgemeinen und der Magendarmkanal im besonderen ins Zentrum der Betrachtung gestellt. Der Grund dafür liegt darin, dass dieses Organsystem am klarsten vom Phasenwechsel betroffen wird und bis jetzt sogar eine ausserordentlich widerspruchsvolle Bearbeitung gefunden hat! Der Bewegungsapparat (Skelettsystem und Muskulatur) hat bereits mehrfach eine Darstellung erhalten, ebenso die Gonaden.

Der Stoffwechselapparat selber hat auch schon manche sehr wichtige Bearbeitung erhalten, so vor allem durch MIESCHER, der das Verhalten der Seitenrumpfmuskulatur in der Synchoniephase untersucht hat und damit auch den Nachweis erbrachte, dass dieses ursprüngliche Stütz- und Bewegungsorgan als Betriebsorgan weitgehende Verwendung finden kann. Wir werden im theoretischen Teil bei der Besprechung der „aktiven und passiven Organsysteme" auf die in den MIESCHER'schen Befunden zum Teil unausgesprochen vorhandenen Ergebnisse näher eintreten.

II. METHODIK

a) **Reisen, Lachsfang und Materialbeschaffung.**

Die Tatsache, dass die Lachsfangplätze im Rhein entsprechend der Grösse des Stromgebietes ausserordentlich weit auseinander liegen und die Tatsache, dass in der Nordsee in erreichbarer Nähe der holländischen oder deutschen Küste keine Lachsfischerei betrieben wird, machten zur Materialbeschaffung ausgedehnte Reisen notwendig.

Leicht zugänglich für uns waren die Stadien des Laichlachses und des verlaichten Lachses, da Basel zwischen Oberrhein und Hochrhein im Winter 1930, wo wir unsere Untersuchungen begonnen haben, noch mitten in der Region der Laichplätze lag.

Die Beschaffung der Salme und der frisch in den Fluss einwandernden grossen Winterlachse machte zwei Reisen an den Niederrhein und an die Nordseeküste (Scheldemündung—Hoek v. Holland) notwendig. Die erste Reise erfolgte im Juli 1932 nach Rotterdam. Die zweite im August 1937 nach Dortrecht und nach Hardinxvelde (neue Merwede).

Auf einer im Sommer 1934 durchgeführten Reise nach Helgoland gelang die Konservierung von zwei Nordseelachsen (Elbelachse). Die nächsten von Basel aus erreichbaren ordentlichen Fangplätze für den Meerlachs liegen in der Ostsee, an der Samlandküste. Wir unternahmen im März 1934 eine erste und im April 1938 eine zweite Reise nach dem Hafen Neukuhren, wo die stärkste Lachsfischerei der ganzen südlichen Ostsee betrieben wird. Die Bereisung dieser fischereilich ausserordentlich verschiedenen Lachsgebiete verschaffte uns die eingehende Bekanntschaft mit den verschiedenartigsten Lachsfangmethoden, und dadurch auch die Möglichkeit, den jeweiligen Biotop näher kennen zu lernen. Die einzelnen Fangarten sind so einfach und unmittelbar an die Gewässerbeschaffenheit angepasst und auf die herrschenden Fischereiverhältnisse abgestimmt, dass bereits aus ihrer Darstellung eine erste Orientierung über die Verhaltensweisen des Fisches gewonnen werden kann.

Wir werden deshalb im folgenden in gedrängter Form auf diese Verhältnisse eintreten.

Der Laichlachs.

Die von uns untersuchten Laichlachse wurden vom Oktober 1930 an bis und mit Dezember 1937 im Oberrhein und Hochrhein gefangen. Das Material der lebendfrisch bearbeiteten Laichlachse umfasst 120 männliche und 85 weibliche Fische. Rund 100 Lachse gehörten der Grössenordnung 90 cm bis 1,10 m an, auf welche sich unsere Untersuchungen in erster Linie konzentrierte. Die Fangplätze befanden sich vor der Vollendung des Kembser Stauwerks in Grenzach und in Augst. Vor allem lagen im Fanggebiet der Grenzacher Lachsfischerei zahlreiche Laichplätze. Diesem Umstand verdanken wir den Fang vieler Lachse, welche sich mitten im Laichgeschäft befunden haben. Den starken Strömungsverhältnissen des Hochrheines war die Fangmethode mit den Salmwoogen angepasst. Dadurch war es möglich, Lachse, welche sich eben auf Wanderung befanden, in völlig unverletztem Zustande an Land zu heben, was mit den eisernen Schnappfallen nicht immer möglich ist. In diesem Sinne ebenfalls vorteilhaft war die Methode der Langgarn- und Spreitnetzfischerei, die sowohl in Grenzach wie auch in den weiteren badischen Orten Märkt und Istein betrieben wird. Auch diese Methode hat den Vorteil, dass man die Lachse sofort

nach dem Netzzug, der etwa eine halbe Stunde dauert, bereits untersuchen kann. Da auf der Höhe von Märkt auch auf der elsässischen Rheinseite zahlreiche Laichplätze lagen, die befischt werden konnten, hatten wir die Möglichkeit, je nach dem Wasserstande das linke oder rechte Rheinufer zu besuchen. Ungünstig für unsere Untersuchungen waren die Lachse aus den eisernen Fallen, da sie öfters beschädigt waren und ferner die sogenannten „Lockfische", welche zum Anlocken der Geschlechtspartner manchmal bis zu acht Tagen mit am Unterkiefer befestigten Schnüren in der Nähe der Fallen angebunden waren, und deshalb hin und wieder Wasser schluckten und infolgedessen öfters entzündete Verdauungsorgane aufwiesen. Einige wenige Lachse, welche mit Löffel und mit Spinner geangelt wurden, erhielten wir ebenfalls zur Untersuchung.

Bekanntlich blüht die Angelfischerei auf Lachse in der Regel nur in Flüssen mit kurzem Lauf. Unsere genauen Nachforschungen haben aber ergeben, dass im Laufe der letzten zehn Jahre oberhalb und unterhalb von Basel rund 200 Lachse geangelt worden sind. Früher wurde diese Fangmethode im Rhein gar nie versucht, sondern erst in neuerer Zeit hat ein Sportsfischer mit geeigneten Fanggeräten in Schottland und Skandinavien gemachte Erfahrungen erfolgreich auf diesen Fluss übertragen. Seither gibt es bereits mehrere Sportsfischer, welche diesen Angelfang betreiben. Scheuring und früher vor allem Miescher vermuteten, dass es sich bei geangelten Lachsen im Rhein wohl stets um verlaichte Fische handeln müsse. Dem gegenüber können wir aber feststellen, dass die meisten dieser Angellachse noch unverlaicht waren, ja es zeigte sich, dass auch Salme an die Angel gehen. Letzteres ist ein Beweis dafür, dass es sich hier nur um einen Schnappreflex und nicht um einen Nahrungstrieb handelt. Die Auslösung dieses Reflexes ist zweifellos bloss eine optische. Es scheint, dass Schnappreflex und Schluckreflex im Synchoniezustand nicht mehr korreliert sind. Die Analyse dieses Vorganges ist dem Experiment vorbehalten.

Da die Fischer das streng gehandhabte Lachsgesetz zu befolgen hatten, welches vorschreibt, dass nur künstlich oder natürlich verlaichte Laichlachse getötet werden dürfen, so bestand keine Schwierigkeit, sich die Fische lebend zu beschaffen. Zudem konstruierten wir ein eigentliches Lachsbassin, in welchem die verlaichten Fische bis zu zehn Tagen lebend gehalten werden

konnten. Leider war es uns unmöglich, vollreife unverlaichte Lachse, besonders weibliche Tiere, im Bassin zu halten. Verlaichte Lachse, von denen man mit Sicherheit annehmen konnte, dass sie bereits zwei bis drei Wochen das Laichgeschäft hinter sich hatten, kamen in fünf Exemplaren in unsere Hände. Es handelt sich um vier weibliche und um einen männlichen Lachs.

Das Hauptmaterial der Laichlachse stammt aus den Monaten November und Dezember. Es zeigte sich, dass die eigentliche Laichzeit für die Basler Lachse regelmässig zwischen Mitte November und zweite Hälfte des Dezember zu liegen kam. Wir haben bereits erwähnt, dass sich unser Salmmaterial nur auf Lachse aus dem Niederrhein beschränkt hat, müssen aber hier nachholen, dass wir im ganzen sechs Salme aus dem Oberrhein bei Basel erhalten haben. Zwei davon stammen aus dem Monat Mai, einer aus dem Monat Juni, zwei weitere aus dem Monat Juli und ein letzter aus dem Monat August. Mit Ausnahme des männlichen Salms vom 12. Juni 1936 erhielten wir die Fische nur tot zur Untersuchung, sodass wir sie nur als Ergänzungsmaterial verwenden konnten. Auf geringe Unterschiede, welche zwischen den Oberrheinsalmen und den holländischen Salmen bestanden, werden wir bei der Stadienbehandlung zurückkommen.

Der Salm.

Obwohl das ganze Jahr über Nordseelachse in das Mündungsgebiet des Rheins einsteigen, hat sich beim starken Rückgang des Lachsbestandes im Laufe der letzten zwanzig Jahre auch für den Niederrhein eine relativ beschränkte Fangperiode herausgebildet. Dieselbe lag im letzten Jahrzehnt in den Monaten Juli und August. Die Beschaffung lebender Salme stösst im Flussystem des Niederrheins auf Grund der Strombeschaffenheit auf grosse Schwierigkeiten. Für unsere Zwecke war die Treibnetzmethode am vorteilhaftesten. Reusenfänge kamen nur ausnahmsweise in Frage, da die Fische oft mehrere Tage in solchen Fallen bleiben mussten, bevor sie angelandet wurden. Da 1933 die letzte holländische Grossfischerei, welche auf Lachsfang spezialisiert war, aus Rentabilitätsgründen ihren Betrieb einstellen musste, hatten wir bei unserer ersten Hollandreise noch ein letztes Mal Gelegenheit, auf leichte Weise eine genügende Anzahl lebender Salme zu erhalten. Die Kleijnsche Salmfischerei, welche in der Nähe von Dortrecht

an der neuen Merwede lag, fischte mit Treibnetzen und kleinen Schnelldampfern an beiden Ufern des Flusses in Tag- und Nachtbetrieb. Dank der Dampfboote, welche hier eingesetzt wurden, war es möglich, die im träg fliessenden Strom jeweils eine halbe Stunde durchgezogenen Netze unbekümmert um die Ebbe- und Flutverhältnisse schnellstens einzuholen, sodass auch trotz der schlechten Lachsperiode ein für uns befriedigendes Resultat herauskam. Wir haben damals 15 Salmeingeweide lebendfrisch fixieren können. 30 weitere Salme, ein relativ frisches Material, konnten wir in der Salmhalle von Kralingschever bei Rotterdam, der zentralen Sammelstelle für sämtliche holländischen Lachse, untersuchen. Die Fangorte dieser Salme waren jeweils genau bekannt; so hatten wir die Möglichkeit, Lachse aus den drei Hauptgebieten des Stromunterlaufes zu vergleichen: Lachse aus dem Mündungsgebiet im engeren Sinne, welches vorwiegend marinen Charakter hat, Lachse aus dem brackischen Unterlauf und Lachse aus Gewässergebieten von rein limnischem Charakter. Unser Hauptfanggebiet, die untere neue Merwede, war ausgesprochen brackisch mit starker Beeinflussung der Strömung durch Ebbe und Flut. Die Tatsache, dass der Lachs jeweils gegen die Strömung schwimmt, wurde mit der Treibnetzmethode, welche bei Boven und Hardinxvelde vor allem nachts betrieben wird, vorteilhaft ausgenützt. Der Nachteil dieser heute in Holland einzig betriebenen Fangmethode ist der, dass die Fische häufig noch in den Netzen, in denen sie sich verwickeln, ersticken müssen, sodass Lebendfänge nicht mehr die Regel sind. Die Materialbeschaffung konnte also nur an Bord der Fischerboote selbst vorgenommen werden.

Eine im August 1937 durchgeführte Reihe von Osmiumfixierungen zwecks Golgikörperuntersuchungen konnte deshalb nur noch unter grossen Schwierigkeiten durchgeführt werden (siehe Abschnitt Technik).

Der Meerlachs.

Nordseelachse konnten, wie wir bereits auseinandergesetzt haben, nur wenige untersucht werden. Umso wertvoller sind die spärlichen Fänge, die wir an der holländischen Küste und in Helgoland zu Gesicht bekamen. Im Juli 1937 wurden in Harlingen neun Nordseelachse gefangen, welche versuchten, einen vor zwei Jahren

vollendeten Abschlussdeich zu umgehen. Es handelte sich, wie wir uns in Kralingen vergewissern konnten, um vier- und fünfjährige Lachse (alles weibliche Tiere), welche mit den Salmen aus dem Estuarium weitgehend übereinstimmten. Das Fanggebiet unseres eigentlichen Meerlachses befindet sich in der Ostsee an der ostpreussischen Küste, die sich von Memel bis in die Danziger Bucht erstreckt. Das Fangzentrum lag nördlich der nördlichen Samlandküste. Nach A. Willer verteilt sich der Küstenfang auf die Monate Oktober bis Mai. Wir mussten hingegen auch für die Ostsee feststellen, dass sich der ergiebige Lachsfang auf eine relativ kurze Zeitdauer erstreckt. Der Frühjahrsfang ist auf März und April beschränkt. Neben der heute noch wenig betriebenen Strandgarnfischerei (Nehrung) wird die Lachsangelfischerei besonders im Danziger Tief vom November an bis in den Monat März hinein ausgeübt, in einer durchschnittlichen Tiefe von 100 m. Dieselbe erstreckt sich aber auch in die sehr ausgedehnte Zone der Treibnetzfischerei hinein, welche über Meerestiefen von 30-50 m. betrieben wird und heute die hauptsächlichste Fangmethode darstellt. Die Treibnetzfischerei wird etwa von der Mitte der Kurischen Nehrung bis in die Danziger Bucht hinein ausgeübt. Die Fangmethode mit diesen Treibnetzen nützt die starken Triften aus, welche von der Danziger Küste her der Samlandküste entlang streichen und oberhalb Memel wieder meerwärts abbiegen. Nach den bisherigen Ergebnissen des Fischereiinstitutes der Universität Königsberg, welche vor allem Willer und Quednau zu verdanken sind, befindet sich der Ostseelachs innerhalb des Ostseebeckens auf einer ausgedehnten Zirkulationswanderung. Die Treibnetzfischerei scheint nun gerade diese Tatsache auszunützen, neben der weiteren und wohl auch wichtigsten Tatsache, dass sich etwa 20 bis 25 km westlich der Samlandküste, also in verhältnismässiger Küstennähe, Hauptweidegründe der Ostseelachse befinden. Sowohl Markierungsversuche mit ostpreussischen Meerlachsen, wie auch Wiederfänge von Lachsen an der Samlandküste, welche abgerissene schwedische und finnische Angelhacken trugen, liessen Willer (1931) die Vermutung aussprechen, dass es sich bei den Lachsen, welche die Weidegründe in der südlichen Ostsee haben, um Skandinavische Fische handle, besonders da in Neukuhren markierte Meerlachse in skandinavischen Flüssen wiedergefangen wurden.

Erst in den letzten Jahren wird in der Ostsee eine einwandfreie Lachsfangstatistik geführt, da bis vor kurzem Meerforellen und Lachse zusammen, d. h. wahllos durcheinander, in den Fangbüchern angeführt worden sind. Erst seit nun vom Fischereihafen Neukuhren aus mit Motorkuttern auf Treibnetzfischerei ausgefahren wird, kam man zu einer reinlichen Trennung der Arten *Salmo salar* L. und *Salmo trutta* L. Bei der Strandgarnfischerei, also bei der eigentlichen Küstenfischerei im engeren Sinne (Haffnahe Fischerei), überwiegen in den Fängen die Meerforellen, während bei der Treibnetzfischerei mit Motorkuttern nur ein sehr geringer Prozentsatz von Meerforellen in Lachsgrösse gefangen werden.

Aus diesen Angaben geht hervor, dass wir der Motorkutterfischerei den Fang von Lachsen aus eigentlichen Lachsregionen verdanken.

Der Versuch, die Meerlachse lebend in die Seefischereistation Neukuhren, wo wir unsere ersten Untersuchungen durchführten, zu bringen, ist zweimal geglückt, indem wir die Fische in geeigneten Behältern auf den Booten bei fortwährender Erneuerung des Wassers bis acht Stunden am Leben erhalten konnten. Zur Beschaffung von 18 weiteren lebenden Fischen war eine Anzahl von zwei- bis dreitägigen Ausfahrten auf See notwendig.

Auch bei dieser marinen Fangmethode zeigte sich die grosse Schwierigkeit der Materialbeschaffung, da ein Grossteil der Lachse in den Treibnetzen erstickten und somit erst tot auf Bord gezogen wurden. Die Netze, welche jeweils gegen vier und fünf Uhr abends ausgesetzt wurden, konnten bei ruhigem Wetter um vier Uhr morgens wieder eingeholt werden. Nur die zuletzt gefangenen Lachse waren zur Lebendfrisch-Untersuchung geeignet. Die häufigen nördlichen Kälteeinbrüche in den Fangmonaten März und April behinderten das Arbeiten auf den offenen Motorkuttern oft ganz beträchtlich und verunmöglichten gewisse Untersuchungsmethoden. In der Lachssammelstelle Neukuhren hatten wir die Möglichkeit, rund 300 Lachse äusserlich zu untersuchen. Leider durfte der grösste Teil dieser Fische aus Versandgründen nicht angeschnitten werden. Auf diese Weise waren aber sorgfältige und ergänzende Beobachtungen über Färbung, Beschaffenheit der Zähne, Afterregion und allgemeiner Ernährungszustand möglich. Auf diese Ergebnisse kommen wir bei der Besprechung der Stadien zurück.

Übrige Salmoniden.

Zur Abklärung und näheren Bestimmung der eigentlich lachstypischen Verhältnisse zogen wir noch eine Anzahl weiterer Vertreter der Salmoniden in den Kreis unserer Untersuchungen. Vor allem zur Klärung des besonderen Verhaltens des Darmtraktus und einiger eigentümlicher Strukturen, wie die des Bindegewebekörpers („Stratum compactum").

Aus biologischen Gründen achteten wir besonders auf die Beschaffung von Rheinforellen. Nebenbei untersuchten wir Bachforellen und Zuchtforellen. Im Jahre 1934 unternahmen wir im Frühjahr und Sommer mehrere Fangexpeditionen auf den Neuenburgersee zur Beschaffung von Seeforellen und Felchen. Die letzteren mussten ausserordentlich rasch verarbeitet und fixiert werden, da sie in der Regel nur mit herausgequollenen Eingeweiden aus beträchtlichen Tiefen (80-100 m.) an Bord gezogen wurden. Die Untersuchung und Heranziehung besonders dieser nahverwandten Salmoniden erwies sich als äusserst notwendig, und half mit, lachstypische Eigenheiten von allgemein salmonidenartigen Merkmalen deutlich abzuheben. Andererseits aber kamen wir durch diesen Vergleich auch zum Bewusstsein, dass die Klärung der Salmonidensystematik trotz der Schwierigkeit des Unterfangens auf biologischer Grundlage versucht werden muss.

Zur Beurteilung und Entscheidung einiger strittiger Fragen des Darmverhaltens besorgten wir uns aus Norwegen und Schweden wie auch aus der Loiregegend und aus Schottland (Edinburgh) Formol- und Bouin-fixierte Eingeweide. (Siehe das Kapitel über die bisherigen Auffassungen des Darmverhaltens).

b) **Technik.**

Zur Untersuchung der Darmverhältnisse wurden die durch Schlag auf den Kopf getöteten Lachse ventral mit einer grossen Verbandschere aufgeschnitten. Da das Instrument eine besonders abgestumpfte Spitze besitzt, war es äusserst geeignet, die Bauchwand zu durchschneiden, ohne dass dabei die Gefässe des Darmes oder auch Darmteile selbst verletzt wurden. Die Eröffnung der Leibeshöhle erfolgte vom After aus und der Schnitt wurde bis oberhalb der Region des Herzens geführt, sodass das Herz mit dem Bulbus arteriosus völlig freigelegt war. Sie gelang leicht, sobald ein-

mal die äusserst dickwandige Beckenregion durchschnitten war. Damit wir die genaue Lage und Lagebeziehung der Leibeshöhlenorgane feststellen konnten, konstruierten wir eine spezielle Sezierschiene, die es ermöglichte, den Lachs in Rückenlage an Kopf und Schwanz zu fixieren sowie durch vier Hakeneinrichtungen die Flanken des Fisches auseinanderzuspannen, um die Leibeshöhle zur Untersuchung gleichmässig offen zu halten. Diese Einrichtung erlaubte eine verhältnismässig selbständige und unabhängige Bearbeitung der grossen und schweren Fische, und überdies hatten wir dadurch die Möglichkeit, auch auf stärker schwankenden Fischerbooten unbehindert zu sezieren (siehe die Situsbilder).

Um den genauen Verlauf des Darmes in der Leibeshöhle festzustellen, haben wir eine Anzahl von Röntgenaufnahmen durchgeführt. Nachdem der Darmschleim in der auf den Pylorus folgenden Region etwas gelöst war, gelang die Durchspülung des ganzen Traktus mit Ausnahme der Divertikel mit der Kontrastsubstanz. Als solche wurde sowohl maximal verdünnter Bariumbrei wie auch die Jodkalilösung verwendet. Die Lachse wurden in der Vertikallage mit dem Kopf nach oben vor der Röntgenplatte aufgehängt. Die Füllung des Darmes musste mit einer grossen Einlaufspritze sowohl vom Darmende aus unter Verwendung von Aortenklemmen zum Verschluss des Afters, wie auch vom Schlund aus erfolgen. Die syphonartige Stauchung des Darmkanales setzte dem Durchtritt der Kontrastsubstanz einen erheblichen Widerstand entgegen.

Um Gestalt und Volumen der Leibeshöhle darstellen zu können, wurde dieselbe nach vorheriger vollständiger Ausräumung von Organen sorgfältig wieder ventral vernäht, nachdem sie mit rasch und stark härtendem blauem Zementgips ausgegossen war. Für die Untersuchung des Magen-Darmkanals haben wir verschiedene Präpariermethoden angewandt. So wurde zunächst der Verdauungstraktus als Ganzes direkt unterhalb des Pharynx und am Anus durchgeschnitten und nachdem er an den mesenterialen Verlötungsstellen durchgetrennt war, herausgeholt und vollständig ausgespült. Die einzelnen Darmteile wurden zerlegt und gelangten hierauf in Form von ganzen kleinen Röhrchen in die Fixierungsflüssigkeit. Hauptsächlich wurden auch die einzelnen Darmstückchen sofort nach der Öffnung des Fisches an Ort und Stelle herausgeschnitten, ohne vor der Fixierung mit Wasser in

Berührung zu kommen. Endlich wurden einzelne Darm- und Magenstücke auf kleinem Korkrahmen aufgenadelt zur Verhinderung der postmortalen Kontraktionsvorgänge der Muskulatur, die ein ganz ausserordentliches Ausmass annehmen konnten.

Wir betonen, dass dieselbe Mannigfaltigkeit an Präpariermethoden bei allen Ernährungsstadien des Lachses angewandt worden ist. Die Tatsache, dass der synchonische Darm, wie wir festgestellt haben, stets noch starke peristaltische Bewegungen aufwies, zeigte deutlich, dass die Untersuchungsmethoden besonders auf die Kontraktionszustände der Darmwand abgestimmt sein mussten. Für allgemeine Fixierungen konnten die Magen- und Darmwände ganz fixiert werden, d. h. in Stückchen von 1—2 cm Kantenlänge. Für speziellere Untersuchungen, mussten Musculəris und Mucosa getrennt werden. (Siehe Golgikörper-Untersuchung).

Die folgende Serie von Fixierungsverfahren haben wir für die allgemein histologisch orientierende Magen- und Darmuntersuchung angewandt.

1. Absoluter Alkohol mit und ohne Zusatz von Eisessig.
2. Formol 10- und 20%ig.
3. Alkohol-Formol-Gemisch nach Schaeffer.
4. Carnoy'sches Gemisch.
5. Zenker'sche Flüssigkeit.
6. Duboscq-Brasil-Mischung, wie auch Bouin'sche Flüssigkeit.
7. Gemisch Susa nach Heidenhain.
8. Regaud-Fixierflüssigkeit.
9. Lindsay-Johnson-Flüssigkeit.
10. Champy-Mischung.

Für einige spezielle Untersuchungen des Magen- und Darmkanals kamen wir zu folgenden Fixierungsverfahren:

a) Für die Untersuchung des Golgikörperzustandes: Die neue Methode von Golgi mit Nachfärbung in Karmalaun, vor allem aber die von Kollatschev abgeänderte Osmierung nach Kopsch. Es zeigte sich, dass die Osmierung auf den 11. und 12. Tag ausgedehnt werden musste, da der Golgikörper erst nach dem sechsten Tag sichtbar wurde. Die günstigsten Resultate wurden am achten.

neunten und zehnten Tag gewonnen. Besonders am zehnten und elften Tag brachten wir die Schnitte zur Bleichung der auffallenden Schwärzung (nach KOPSCH) in verdünnte Wasserstoffsuperoxydlösung. Etwa das gleiche Ergebnis ergab die Bleichmethode nach LUSTGARTEN in einer 0,1 %igen Lösung von übermangansaurem Kali.

b) Für die Untersuchung des Bindegewebes und der histogenen Körnerzellen musste die Fixierung in Eisessiggemischen strikte vermieden werden.

Die Fixierungsflüssigkeiten von REGAUD, HELLY und das gewöhnliche Formol gaben einwandfreie Resultate.

Bei der Fixierung des Ostseematerials kamen die Gemische, welche Eisessig enthielten, wegen der niedrigen Aussentemperatur auf den offenen Kuttern nur selten in Frage.

c) Zur Darstellung des intramuralen Nervensystems benützten wir eine 15%ige Lösung des neutralen Formols.

Die Färbung der Schnitte erfolgte folgendermassen:

1. In Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN.
2. In der Dreifarbenfärbung nach PRENANT.
3. Nach RAMÓN Y CAYAL (Darstellung des *Retinaculum mucosae*).
4. Mit der AZAN-Methode (kollagenes Bindegewebe und Schleimzellen).
5. Sudan III (Fettnachweis).
6. Färbung nach HORNOWSKY.
7. Thionin, Kristallviolett, BIEBERICH-Scharlach und Äthylviolett zur Darstellung der basophil-granulierten Körnerzellen.
8. Methode von PASINI in der Modifikation von WALTER (kollagenes Bindegewebe und Körnerzellen).
9. UNNA'sche Wasserblau-Orcein-Methode (zur Unterscheidung von elastischem und kollagenem Bindegewebe).
10. Färbung nach MALLORY.
11. Silberimprägnation nach BIELSCHOWSKY-MARESCH und Stückimprägnierung (gewöhnliche BIELSCHOWSKY-Methode).
12. Gitterfasern-Färbung nach FOOD.

Zum speziellen Nachweis der chemischen Natur des Bindegewebes bedienten wir uns der Verdauungsmethoden. Es zeigte sich zwar, dass selbst bei den angewandten minimalen Temperaturen sowohl bei Pepsin- wie auch bei Trypsin-Verdauung die Darmwand gleichmässig rasch zerfallen war. Wir konnten aber immerhin feststellen, dass bei der Trypsinverdauung die Fasern der verdichteten Bindegewebsmodifikation innerhalb der Submucosa weniger angegriffen waren, als bei der Behandlung mit Pepsin. So dürfte auch mit dieser Methode der Nachweis erbracht sein, dass die betreffende Bindegewebsschicht jedenfalls nicht aus elastischem Gewebe aufgebaut ist.

Die Nachbehandlung der Präparate und die Paraffineinbettung: das Auswaschen und das Entwässern des Objektes, erfolgte in der Regel nach den Vorschriften von Romeis. Hingegen haben wir die verwendeten Alkoholstufen bedeutend geringer gewählt und bereits mit 15%igem Alkohol die Stufenreihe begonnen in der Reihenfolge: 15, 20, 25, 30, 35, bis zum absoluten Alkohol.

Die Einbettung der Darmstücke erfolgte ausnahmslos in Paraffin. Als Aufhellungsmittel haben wir anfänglich Toluol, später aber nur noch Xylol verwendet. Die Schrumpfungserscheinungen waren bei allen Methoden recht erheblich, sodass einzig bei Gefrierschnitten des formolfixierten Materials, vor allem aber des unfixierten Materials annähernd natürliche Spannungsverhältnisse der Darmwand nachgewiesen werden konnten.

Zur Analyse des Gallensekretes wurde dasselbe in Toluol aufgefangen und stark durchgemischt.

Die übrigen Organe wie Leber, Milz, Pankreas und Fettkörper, und die besonderen Blutbildungen der Leibeshöhle (siehe Hyperämie-Kapitel) wurden mit denselben Methoden bearbeitet.

III. BESCHREIBENDER TEIL

A. Die Lebensphasen des Rheinlachses.

1. *Das Salm-Lachsproblem.*

Die Unterscheidung von einzelnen Stadien im Lebenszyklus des Rheinlachses reicht in ausserordentlich frühe Zeit zurück. Es mag allgemein interessieren, dass, wie wir feststellen konnten, bereits

Hildegard von Bingen um 1100 die beiden Namen „Salm und Lachs" verwendet hat, indem sie darauf hinweist, dass das Fleisch des Salms satt und reich an Nährstoffen, das Fleisch des Lachses hingegen stets weich und schlaff geworden sei. Diese Bezeichnungen hatten also bereits damals den später üblichen Sinn.

Die Umwandlung in der Farbe des Fleisches erwähnt als erster Albertus Magnus in Köln um 1200, der auch bereits den „Hakenlachs" als besonderen Zustand erwähnte. Er hob hervor, dass das Fleisch beim Salm rot, beim Lachs hingegen weisslich und blass sei. Diese letztere Feststellung ist also bedeutend älter als L. Scheuring in seiner wertvollen Monographie über die Fischwanderungen (Bd. 1, 1929) angegeben hat, der sie Balbin (1679) zuschrieb. Der erste Forscher, der den Stadienzusammenhang bereits im Sinne eines Lebenszyklus aufgefasst hat, war Conrad Gessner (1553). Er unterschied: das Stadium des Meerlachses, das Stadium des vollfetten und zu den Laichplätzen im Flussoberlauf aufsteigenden Salms, wie auch das Stadium des „mageren und bis auf die Haut verzehrten" Lachses (Laichlachs, Hakenlachs).

Die Unterschiede, welche zwischen Meerlachs, reifendem Lachs, reifem Lachs und verlaichtem Lachs bestehen, sind so beträchtlich, dass sich in allen Sprachen besondere Namen für diese charakteristischen Lachsstadien herausgebildet haben. Diese nichtwissenschaftliche und vor allem fischereiwirtschaftliche Stadienbenennung „Salm-Lachs", stützt sich nur auf grobe Merkmale, wie Fleischfarbe, Fettheit oder Magerkeit. Die Fische, welche etwa von Anfang September an im Flusse gefangen werden und die auffallend abgemagert sind und ein hell-rosafarbenes Muskelfleisch haben, bezeichnet man allgemein mit „Lachs". Da diese groben Merkmale erst wieder auf den Futtergründen im Meere abändern und verschwinden, befindet sich der Fisch nach dieser Auffassung während dieser ganzen Periode im „Lachszustand". Diejenigen Lachse, welche in wohlgenährtem, auffallend fettem Zustande in den Fluss einsteigen und in der Regel ein charakteristisches orangerotes Fleisch haben und dieses etwa bis Ende August behalten können, werden von den Fischern mit Salm bezeichnet. Die Tatsache aber, dass vollfette Lachse ebenfalls ein blassrotes oder grauweisses Fleisch besitzen können, zeigt deutlich, dass diese vulgäre Stadieneinteilung der Mannigfaltigkeit individueller Verschiedenheiten beim Lachs nicht gerecht wird. Seit eine systema-

tischere Lachsforschung betrieben wird, legte man auch keinen grossen Wert mehr auf die alten und ungenügenden Bezeichnungen. Da die Lachse gruppenweise einen sehr verschieden langen Meeraufenthalt durchlaufen, und bei ihrer Rückwanderung in den Fluss auffallende Längen- und Gewichtsunterschiede aufweisen, beschäftigte man sich vor allem mit der Bezeichnung und statistischen Untersuchung dieser Lachskategorien. Man hat es indessen meist unterlassen, die Frage der Stadiengliederung selbst sorgfältig abzuklären, sodass heute in der Literatur vor allem der unpräzise Salmbegriff immer weiter verwendet wird. Bei den sogenannten Lachskategorien handelt es sich, wie gesagt, nicht um eigentliche Stadien, nicht um einzelne Reife- oder Ernährungszustände, die ein und derselbe Lachs als Etappen seines Lebenszyklus durchläuft. Es handelt sich bei diesen Gruppen nur um Unterschiede im zeitlichen Ablauf des Stadienwechsels, also um Unterschiede im Lebensrythmus. Aber alle Lachse, seien es nun sogenannte „Wintersalme", „grosse Sommerlachse", „kleine Sommerlachse", oder „Jakobs-Bartholomäuslachse", durchlaufen grundsätzlich dieselben typischen Stadien. Um eine dem heutigen Stand der Forschung angemessene Stadiengliederung durchzuführen, greifen wir vorerst wieder auf die alte Stadienbezeichnung „Salm und Lachs" zurück, da sie sich auf auffällige Phasenunterschiede stützt und somit einen richtigen Ansatz zur Definition bereits enthält.

Wir haben uns bemüht, jedes einzelne Stadium so zu definieren, dass es jeweils einen ganzen Komplex von Merkmalen enthält und nicht nur ein einzelnes, das unter Umständen sogar bloss fakultativ sein konnte.

Wir verstehen unter einem „Salm" nicht mehr den „fetten und rotfleischigen Lachs", sondern einen ganz bestimmten Zustand, einen Ausbildungsgrad des Fisches, welcher der Ausdruck ist für das Zusammenwirken einer Reihe von morphologischen und physiologischen Merkmalen, die zu einem bestimmten Zeitpunkt entstehen und nach Beendigung der Phase wieder verschwinden. Die Einengung des Begriffes Salm auf ein einziges Merkmal ist nicht statthaft, da dieses, selbst wenn es häufig auftritt, keine absolute Gültigkeit hat. Leider hat auch F. Miescher, der mit seinen bekannten und hervorragenden Untersuchungen viel zur Klärung des Stadienzusammenhanges beim Lachs beigetragen hat, bei jeder von ihm beobachteten hyperämischen Milz

generalisierend von „Salmzustand" gesprochen. Auch wir möchten feststellen, dass für die Kennzeichnung des Salmzustandes das intensiv rote Muskelfleisch typisch ist. Aber es kann, wie gesagt, auch fehlen, und der Fisch befindet sich dann trotzdem im Salmzustand. Für diesen Zustand sind die hyperämische Milz mit besonderen Knötchenbildungen, der Schrumpfungszustand des Darms und die Ausbildung des Fettkörpers, die Leberfarbe und die zystige Veränderung der Gallenblase genau so bezeichnend wie die Färbung, die veränderte Körpergestalt, der Wachstumszustand gewisser Schädelknochen und die Veränderung und Neubildung von Zähnen. Die Notwendigkeit, Gruppen von Merkmalen zur biologischen Klassierung zu verwenden, steht somit fest.

Die übrigen von uns verwendeten Stadienbegriffe sind scheinbar leichter zu formulieren als der Salmzustand, da diese Stadien in geringerem Masse durch Übergangscharaktere ausgezeichnet sind und zudem meistens als funktionelle Zustände auffallender in Erscheinung treten.

Im folgenden geben wir einen kurzen Überblick über die Stadienreihenfolge. Wir bezeichnen mit Stadium 0 die Phase des Junglachses. Dieselbe zerfällt in die Periode des Lächslings, welche bis zur Abwanderung nach dem Meere dauert, und in die darauf folgende Periode des Silberlächslings, welche dem Einstieg ins Meer unmittelbar vorangeht und diesen selbst kennzeichnet, bis zur Periode, wo die eigentlichen Futtergründe erreicht sind. Der auffallend gestaltete und gefärbte Junglachs wurde noch im 18. Jahrhundert als eigene Art unter dem Namen *Salmo salmulus* beschrieben.

Als nächste Phase folgt unser Stadium I des Meerlachses. Wir bezeichnen den Fresslachszustand mit Stadium I, da er das erste Glied des grossen Phasenwechsels bildet. Auf diesen gruppentypisch ausserordentlich verschieden lang ausgedehnten Zustand folgt das Stadium II. Es handelt sich um die Phase des Synchoniebeginns, während deren wir von Voll-Lachs sprechen. Das nun folgende Stadium III ist unser neu gefasstes Salmstadium. Mit Stadium IV wird der eigentliche Laichlachs bezeichnet, mit Stadium V der verlaichte Lachs.

Diese Stadiengliederung stand für uns als Ergebnis mehrjähriger Studien bereits 1933 fest. Zu einer überraschend ähnlichen Unterteilung des Lachszyklus ist auch der russische Forscher V. Tcher-

NAVIN (London 1937) gelangt. Er hat auf Grund sorgfältiger Analysen der Veränderungen des Lachsskelettes, im besonderen der Schädelknochen, ebenfalls fünf typische Stadien aufgestellt, welche nach genauer Prüfung mit unseren Stadien vollständig zur Deckung kommen, trotzdem, wie wir hervorheben möchten, TCHERNAVIN sämtliche beobachteten Veränderungen einzig unter dem Gesichtspunkt der Geschlechtsperiode betrachtet hat. Er unterscheidet als Stadium I zwar ebenfalls wie wir, die marine Phase, fasst diese aber bloss als eine Vorphase für die Laichzeit auf, während wir dieselbe als eine besondere und gleichwertige Hauptperiode aufgefasst wissen möchten. Das Stadium II ist nach TCHERNAVIN die Periode der „Anwanderung" zur Küste. Als Stadium III bezeichnet er die Phase, während welcher der Fisch im Fluss bereits stark reift. Als Stadium IV, die Laichzeit, und als Stadium V, die Periode des „regenerierenden Lachses". Für die von TCHERNAVIN bei schottischen Lachsen nachgewiesenen Veränderungen der Schädelknochen verweisen wir auf seine Veröffentlichungen und beschränken uns hier auf seine neuesten Feststellungen, welche die Umwandlungen der Zähne betreffen. Dieselben sind in hervorragendem Masse geeignet, unsere speziellen Untersuchungen über den Verdauungsapparat zu ergänzen. TCHERNAVIN konnte zeigen, dass im Stadium I die normalen Zähne ausserordentlich gut ausgebildet sind. Er nennt sie „Futterzähne". Bereits zu Beginn des Stadiums II konnte er den Nachweis erbringen, dass diese Futterzähne in ihrer Basis locker werden und sehr bald verschwinden, während neue Zähne, die verhältnismässig kurz sind und eine breite Zahnbasis besitzen, zu wachsen beginnen. Diese neuen Zähne nennt er „Laichzeitzähne". Im Stadium III brechen diese Zähne durch und bleiben auch während des ganzen Stadiums IV bestehen. Neben den Zähnen der Prämaxillarknochen und der übrigen Knochen, welche ein entsprechendes Verhalten zeigen, finden sich beim Lachs des Stadiums I gut entwickelte, sehr spitze Zähne auf den Schlundplatten. Diese, nach TCHERNAVIN „Glosso-Hyal-Futterzähne" verschwinden, wenn der Fisch sich der Küste nähert, und neue Glosso-Hyal-Zähne, „Laichzeitzähne", wachsen an den Pharyngealplatten, wenn die Fische ihr Laichgebiet erreichen.

Da diese „Laichzeitzähne" für unsere Synchoniephase geradezu ein Hauptcharakteristikum bilden und jedenfalls nicht das ge-

ringste mit äusserer Ernährung zu tun haben, schlagen wir vor, dieselben als Synchoniezähne zu bezeichnen. Mit dieser Umbenennung schwindet auch die allzu enge Beziehung zum Laichakt als solchem, wie sie Tchernavins Name „breeding teeth" enthält, und die Bildung erscheint damit in ihrem grösseren funktionalen Zusammenhang.

Wir hoffen, dass nicht nur diese interessante Übereinstimmung mit den unabhängigen Tchernavin'schen Untersuchungen, sondern auch die von uns weiterhin einbezogenen Merkmale zu einer vertieften Begründung unserer Stadieneinteilung führen werden. Auch hoffen wir damit, dass die oft allzu sehr von utilitaristischen fischereiwirtschaftlichen Gesichtspunkten beherrschte Lachsforschung durch eine biologisch fundierte Stadiengliederung eine wissenschaftlich einwandfreiere Grundlage erhält.

Die Behandlung des Salm-Lachsproblems, welche wir hier an den Anfang der Schilderung der Lebensphase des Rheinlachses gestellt haben, soll als Überleitung zur folgenden Phasenbesprechung durch eine Reihe wichtiger Feststellungen ergänzt werden.

Die Tatsache, dass der Lachs periodisch sein trophisches Milieu im Meere verlässt, um zum Laichgeschäft in die Flüsse aufzusteigen und sein besonderes Laichmilieu aufzusuchen, ist immer wieder als das Hauptereignis im Lebenszyklus dieser Art beschrieben worden. Dadurch, dass die Lachse vor allem zur Zeit des Aufstiegs zu den Laichplätzen im Fluss gefangen werden, während sie aber an der Nordseeküste gar nicht oder nur äusserst selten zu fischen sind, sind wir über die marine Phase des Rheinlachses nur schlecht unterrichtet. Trotz gelegentlich sogar häufiger Fänge an der schottischen und schwedischen Küste besteht bis heute keine Klarheit über Aufenthalt der Lachse, Wanderungen und übriges Verhalten in der Nordsee. Dieser Umstand trägt auch vor allem die Schuld, dass wir über die Beziehung, welche zwischen Meer- und Flussaufenthalt besteht, nichts genaueres wissen. Das Wanderphänomen selbst, welches hier vorliegt, ist bisher meist von der Ursachenforschung her angepackt worden, ohne dass dieselbe auf einer genügenden Kenntnis der beiden in Frage kommenden Biotope basiert hätte. So wurden denn manche Forscher zu einer oberflächlichen Deutung des Wanderphänomens als milieubedingten Vorgang verleitet.

Da der Lachs in beiden Milieus ein jeweils extremes Verhalten

zeigt, schloss man dementsprechend auf eine strenge Milieuabhängigkeit. Allgemein wurde stets festgestellt, dass man im Meere fast ausschliesslich Fresslachse, im Fluss aber fast ausschliesslich Laichlachse antrifft. Durch eine zufällige Fangselektion ist der Eindruck entstanden, es handle sich bei diesem auffälligem Wechsel der Lebensart um einen in erster Linie umweltsbedingten Vorgang. Diese „Milieutheorie" ist sehr wohl in der Lage, beim Lachs die optimale Fressform der optimalen Laichfischform gegenüberzustellen, nicht aber den Biotopwechsel alz ganzheitlichen Grundvorgang einsichtig zu machen.

Die Annahme des exogen bedingten Milieuwechsels wird durch die folgenden zwei Tatsachenreihen widerlegt:

1. Es steigen sowohl unreife als auch bereits nahezu vollreife Lachse aus dem Meere in die Flüsse auf. Die Tatsache, dass die Reife in ausserordentlich verschiedener Entfernung von den Laichplätzen erreicht wird, und zwar in beiden Milieus, beweist, dass jedenfalls die Dauer des Süsswasseraufenthaltes wie auch der Milieuwechsel als solcher nicht von entscheidender Bedeutung für das Fortpflanzungsstadium sind. Das folgende Schema ist geeignet, diesen Sachverhalt besonders anschaulich zu machen, da es gleichzeitig den jeweiligen Reifezustand in distanzmässiger Beziehung zum Laichplatz zur Darstellung bringt (siehe Schema, Fig. 1).

2. Als weitere Tatsachenreihe erwähnen wir die Ernährungslage. Es hat sich nämlich gezeigt, dass die für die Laichwanderung typische Sistierung der Nahrungsaufnahme bereits im Meere beginnen kann und in den meisten Fällen vor dem Flusseinstieg beginnt. Letzteres gilt jedenfalls ausnahmslos für den Rheinlachs!

Im Juli 1937 haben wir selbst an neun Nordseelachsen aus Harlingen, die unmittelbar vor dem Einstieg in den Fluss standen, den Beweis erbringen können, dass im Meere auch bei den Salmen bereits längere Zeit die innere Ernährung die einzige Ernährungsform sein konnte. Unsere Untersuchungen an Fischen aus dem Mündungsgebiet des Rheins bei Briel und Hoek van Holland erbrachten ebenfalls den Nachweis, dass in der Mündungszone und in den anstossenden marinen Gebieten selbst keine Nahrung mehr aufgenommen wird. Wir betonen hier nachdrücklich, dass ältere Forscher wie Miescher, Hoek und Tosch als Untersuchungsmaterial zur Klärung dieser Frage Lachse oberhalb des Hollandsch

Diep (Kralingsche Veer-Rotterdam) bezogen haben, und dass sie deshalb den vollständigen Beweis für eine milieuunabhängige Einstellung der äusseren Ernährung nicht erbringen konnten.

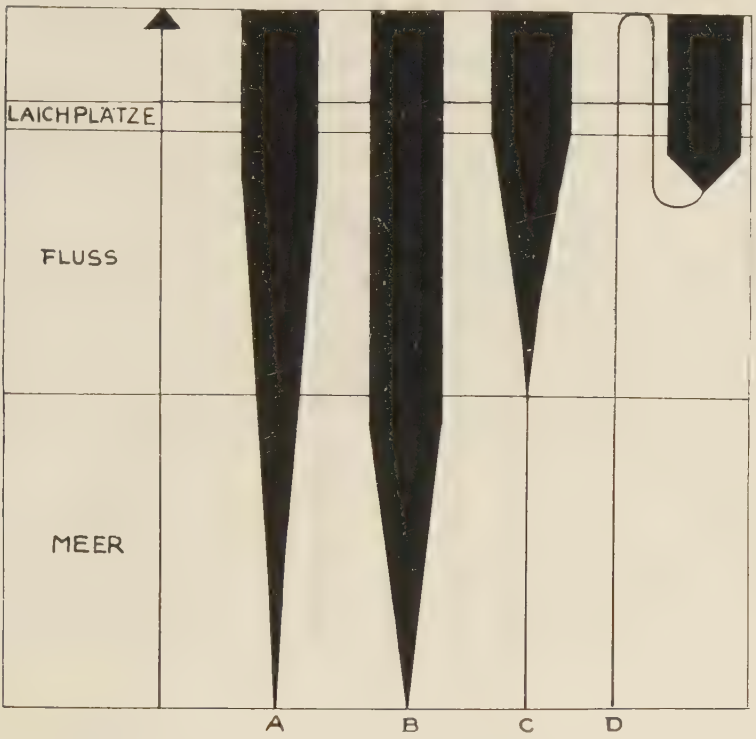

Abb. 1. — Schema.
Verhältnis des Gonadenzustandes zum Milieu.
A = Im Meer reifend, erst im Flussoberlauf reif. B = Bereits vor dem Flusseinstieg geschlechtsreif. C = Erst im Fluss reifend. D = Spätreife, eventuell vorübergehend physiologisch sterile Lachse, die im Fluss bleiben und ein Jahr später die Reife erlangen.

Der Hinweis vieler Forscher, dass in schottischen und skandinavischen Flüssen mit kurzen Unterläufen immer wieder eigentliche Fresslachse gefangen werden, ist nur ein weiterer Beweis für das milieuunabhängige Auftreten der Synchonie. Der Milieuwechsel wird vom Fisch erst dann angestrebt, nachdem die Umstimmung auf die neue Ernährungslage bereits vollzogen worden ist. Mit dem nachstehenden Schema (Fig. 2) bringen wir das entsprechende Verhalten bei der Fresstätigkeit zum möglichst

drastischen Ausdruck. Die Fresstätigkeit erweist sich ebenfalls, wie die Gonadentätigkeit, vom Innenzustande her bedingt.

Unsere erste und spezielle Aufgabe ist die sorgfältige Abgrenzung der Lebensphasen durch genaue Beschreibung. Eine solche ist Voraussetzung der späteren Ursachenanalyse. Es war also nicht beabsichtigt, die Art der ausgesprochen physiologischen Zusammengehörigkeit der beiden gegensätzlichen Phasen zu untersuchen.

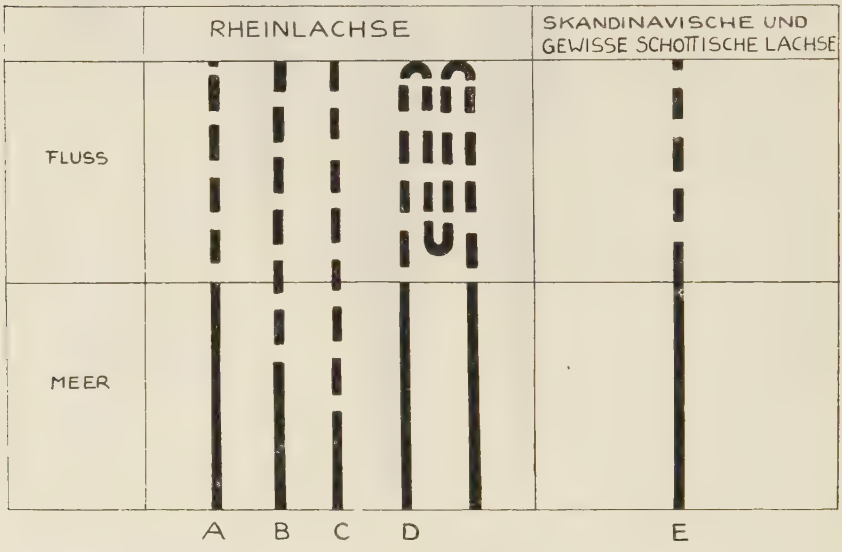

Abb. 2. — Schema.

Synchonie-Beginn und Milieuwechsel.

——————— äussere Ernährung – – – – – – Selbstzehrung und Synchonie.

A = Synchonie-Beginn mit Milieuwechsel. B = Synchonie vor dem Estuarium. C = Synchonie bereits weit im Meer. D = Synchonie im Estuarium und maximale Synchoniedauer. E = Synchonie-Beginn erst im Fluss-Unterlauf.

Als wichtigste und allgemeinste Erscheinung sehen wir, dass die herrschende Stellung eines Organsystems zu einer vorübergehenden Unterordnung eines anderen Organsystems führt, dass Ernährungssystem und Geschlechtssystem in einem Wechselverhältnis stehen, welches zu jedem Zeitpunkt des Lachslebens wirksam ist. Der Dominanz des einen Systems entspricht eine mehr oder weniger ausgesprochene Unterordnung des anderen Systems. Dieser

Sachverhalt kennzeichnet das Leben des Lachses in jedem Stadium, wie näher ausgeführt wird.

Selbst die Reihe von Ausnahmelachsen lässt sich mit dem Gros unserer Lachse unter diesem Gesichtspunkt in Zusammenhang bringen. Verlaichte Lachse, welche bereits im Fluss wieder Nahrung aufnehmen, oder gewisse Lachse, welche im Flussunterlauf noch wenig Nahrung aufnehmen, zeigen, dass ausnahmsweise Überlagerungen der beiden Hauptfunktionen vorkommen können, welche sonst ja im allgemeinen jedem Milieu streng zugeordnet scheinen.

Bevor wir aber den Phasenwechsel weiter analysieren können, beginnen wir mit der Darstellung der Jugendphase. Dieselbe ist vor allem aufschlussreich, da sie gegenüber der Spätphase im ganzen von forellenartiger Norm ist, also keine Extremnorm zeigt. Schon das Wachstum selbst ist auffallend. Es ist im Fluss anfänglich langsam und steigt nur allmählich an. Die Junglachse erreichen selbst nach zwei und drei Jahren Flussaufenthalt höchstens 25 cm Körperlänge, während sie bereits nach dem ersten Jahr Meeraufenthalt 50 cm und mehr messen. Andererseits bringt die Jugendphase auch wesentliche Voraussetzungen für die natürliche Reihenfolge der späteren Stadien und für den Wechsel des Biotops mit sich, sodass ihre genauere Darstellung notwendig ist, um den Lebenszyklus als einheitliches Geschehen erfassen zu können.

2. *Die Jugendphase (Stadium 0).*

Sie ist gegenüber den späteren Phasen, die wiederholt werden können, und gleichförmig rhythmisch verlaufen, besonders ausgezeichnet durch die Einmaligkeit ihres Ablaufs. Als Vorphase der marinen Fressperiode kommt ihr eine ganz besondere Bedeutung zu, weil die Junglachse zu ganz verschiedenen Zeitpunkten und in verschiedenem Alter mit der Abwanderung nach dem Meere spontan beginnen. Überdies zeigt die Jugendphase bis zum Erreichen des Meerlachsstadiums einige nicht unwesentliche Eigenheiten, die für das Verhalten des späteren Lachses als typisch genommen werden dürfen. Bedingt durch den praktischen Gesichtspunkt der Lachsaufzucht und Lachsfischerei und der mit ihr eng verbundenen fischereiwissenschaftlichen Untersuchungen hat die Jugendphase des Lachses keine den übrigen Perioden im Lebensablauf dieses Fisches gleichwertige Bearbeitung gefunden. Wir sind zwar in

grossen Zügen auch über diese Perioden gut orientiert und kennen zahlreiche Einzelheiten, welche bis jetzt nur selten oder meist gar nicht auf den ganzen Lebenszyklus des Lachses bezogen worden sind. Bei der Schilderung der Jugendperiode der Junglachse oder Salmlinge werden wir öfters nächstverwandte Salmoniden, *Salmo fario*, *Salmo lacustris* und *Salmo trutta* zum Vergleich heranziehen. Im folgenden sollen die allgemeinen *Salmo fario*-typischen Züge von den lachstypischen Merkmalen, welche während der Jugendphase auftreten, nach Möglichkeit gesondert zur Darstellung kommen. Bekanntlich sehen die jungen Lachse den Forellen äusserlich sehr ähnlich. Das Farbkleid der frühen Stadien wird deshalb auch in der Regel als „Forellen- oder Parrkostüm" bezeichnet. Die auffallenden zehn bis zwölf dunklen Querbinden (bei der Forelle acht bis zehn) auf den Seiten, die später auftretenden braunen und schwarzen Flecken, und besonders auch die regelmässig erscheinenden typischen Rotflecken, welche hauptsächlich in unmittelbarer Nähe oberhalb und vor allem unterhalb der Seitenlinien liegen, geben dem Junglachs ein forellenhaftes Aussehen. Dieser äusseren Übereinstimmung von Lachs und Forelle entspricht eigenartiger Weise auch die Verhaltensweise der Junglachse. Die weitgehende Übereinstimmung in der Wahl der Beutetiere hat G. Alm in schwedischen Flüssen nachgewiesen. Auch bei unseren Aufzuchten von Junglachsen, welche vom Ei an während zwei Jahren im Aquarium gehalten wurden, gleichzeitig zusammen mit entsprechenden Forellenstadien, konnten wir die von Alm in dieser Hinsicht nachgewiesene Übereinstimmung von Lachs und Forelle bestätigen.

Wir stellten aber weiter fest, dass Salmlinge im Unterschied zu gleichgehaltenen Bachforellen aus einem Futterangebot, welches aus Insekten und deren Larven, Mollusken und Crustaceen zusammengesetzt war, vor allem die Insekten auswählten, während Bachforellen sich bedeutend unwählerischer verhielten und keine Futtertiere bevorzugten. Weiter stellten wir fest, dass die Junglachse an einer einmal gewählten Gewohnheitsnahrung äusserst zähe festhielten. Sie waren überdies leichter an eine einseitige und spezielle Nahrungsquelle zu gewöhnen als die Jungforellen. Es gelang uns, eine Serie von Junglachsen bis zum Ende des zweiten Jahres ausschliesslich mit *Tubifex* grosszuziehen. Nach Ablauf eines Jahres versuchten wir zusammen mit den *Tubifex* auch Maden

von *Calliphora* und Ameisenpuppen zu verfüttern. Die Junglachse verweigerten sowohl die Fliegenmaden wie auch die Ameiseneier in den ersten acht Tagen vollständig, während die Forellen sofort zur neuen Nahrung übergingen. Der Lachs ist, was die Nahrungswahl und Nahrungsaufnahme betrifft, spezialisierter als die Forelle. Das Merkmal „futterstetig" ist wohl für den Lachs bezeichnend, nicht aber für die Forelle.

Salmo-typisch, also sowohl für Lachs wie für die Forellen geltend, ist aber die Neigung, mit zunehmendem Alter, wie wir feststellten, bereits nach dem ersten Halbjahr den Appetit in Richtung räuberischer Ernährungsweise zu vergrössern. Die Gefrässigkeit wurde bis zum räuberischen Fresstypus gesteigert, indem im zweiten Jahr sowohl Fischeier wie Fischlarven (Lachslarven) gefressen wurden. Auf Grund von Beobachtungen in Forellenteichen glaubte H. Böker (1937) berechtigt zu sein, die erwachsene Forelle als „Friedfisch" zu bezeichnen. In einer brieflichen Mitteilung teilte er uns mit, dass wenn die Jungfische sich als Räuber erweisen sollten, das natürlich nicht gegen seine Ansicht spreche, da die Junglachse ja die Lebensäusserungen der Ahnen wiederholen können. Ohne uns im folgenden auf die nähere Untersuchung dieser Frage einlassen zu können, weisen wir aber immerhin noch darauf hin, dass es Willer (Königsberg) gelungen ist, Bachforellen in die Ostsee auszusetzen, deren Wiederfänge nach Ablauf eines Jahres beweisen, dass diese Forellen ausserordentlich gewachsen waren und zwar auf Grund ihrer räuberischen Lebensweise. Gegensätze und Übereinstimmungen in den Lebensäusserungen konnten auch sonst noch mannigfach bei den Aquariumslachsen und Aquariumsforellen geprüft werden. Wenn wir uns auch durchaus bewusst sind, dass derartige Laboratoriumsbeobachtungen nicht ohne weiteres mit Beobachtungen im Wildgewässer zu vergleichen oder gar solchen gleichzusetzen sind, so ist doch zu betonen, dass auch die Forellen unter den gleichen Bedingungen wie die Lachse grossgezogen wurden und dass deshalb die Unterschiede, die sich zwischen den beiden *Salmo*-Arten ergeben haben, vergleichbar sind.

Bis zum ersten Jahr schwebten die Junglachse stets in einem Winkel von 35—45° in der Nähe des Ausflussloches, welches in der Höhe des 200 l Aquariums angebracht war. Tagsüber verliessen die Lachse diesen Standort zur Zeit der Fütterung, um nach erbeuteter Nahrung sofort wieder zu ihm zurückzukehren. Bereits

abends und vor allem nachts schwamm eine Anzahl der Junglachse auf den Kiesboden des Aquariums hinunter, um dort in leicht aufliegender Stellung zu verharren. Die Jungforellen hingegen schwimmen bedeutend ungebundener und freier im Aquarium herum und bevorzugen innerhalb eines Territoriums eine ganze Anzahl von Standorten, die sie dauernd wechseln. Typisch für die Forellen ist, dass sie von verschiedenen Orten des Aquariums aus ihr Territorium beherrschen. Auf Futtersuche herumschwimmende Jungforellen vertreiben plötzlich Fische, die ihnen in die Nähe kommen, ohne aber an einen bestimmten Standort zurückzukehren, wie das die Junglachse bei derselben Äusserung regelmässig tun. Das für die Altforellen von vielen Sportsfischern häufig bestätigte und neuerdings auch von Neresheimer im *Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas* (1937) beschriebene Verhalten der strengen Behauptung eines bestimmten Territoriums tritt bei der Forelle, wie wir zeigen konnten, schon sehr früh auf. Bei der Jungforelle besteht aber nicht nur ein einziger Standort, der als Refugium benützt wird, sondern eine ganze Reihe von gleichwertigen Standorten innerhalb des eigentlichen Territoriums. Ganz anders nun die Junglachse. Bei ihnen konnten wir nur wenige typische Standorte feststellen. Meistens nur deren zwei. Der eine Standort war zweifellos als Ergebnis des Verhaltens gegenüber hydrographischer Bedingungen aufzufassen. Tagsüber befanden sich die Junglachse, wie wir bereits andeuteten, in schräger Schwimmlage in einem Winkel von durchschnittlich 45°, oft bedeutend steiler noch und stets mit dem Kopf nach oben und nach dem Ausflussloch des Aquariums gerichtet. Die einzelnen Lachse standen so übereinander und kehrten, nachdem sie beispielsweise gefüttert waren, sofort und sehr erregt an ihren Standort zurück. Der Junglachs scheint dauernd auf die hydrographischen Milieubedingungen eingestellt zu sein. Der zweite Standort war abends und nachts in der Regel am Boden des Aquariums. Das Verhalten beim ersten Standort findet zweifellos bei der späteren Wanderform des Lachses eine gewisse Entsprechung in der Ausbildung der Rheotaxis. Das Merkmal des „Aufliegens" auf dem Untergrunde, welches für die Junglachse so auffallend typisch ist, erhält im späteren Leben des Lachses ebenfalls eine Entsprechung in der Tatsache, dass sich die auf Laichwanderung befindenden Lachse oft während ausgedehnten Zeiträumen in sogenannten Kolken und sonstigen Grubenbildungen

im Flussbett einlagern. Auch bei den erwachsenen Lachsen wechseln offenbar die beiden Einstellungsformen auf typische Weise, wie wir sie im Standortswechsel der Junglachse beobachten können. Weiter müssen wir noch betonen, dass die Junglachse, verglichen mit den Jungforellen, bedeutend stärker ausgebildete Flossen besitzen. Die Brust- und Bauchflossen vor allem werden von den Junglachsen als eigentliche Stützorgane verwendet. Wir sehen also, dass dem besonderen Verhalten der Salmlinge auch eine besondere anatomische Disposition entspricht.

Eine weitere Eigentümlichkeit betrifft nochmals die Nahrungsaufnahme. Fritsch und Hoek vertraten die Auffassung, dass der Junglachs im Winter keine Nahrung zu sich nehme. Calderwood, Rasch und Malloch und vor allem Arwidssons konnten zeigen, dass im Winter nur wenig Nahrung aufgenommen werde. Wir selbst können die Feststellungen, die in Wildgewässern gemacht worden sind, auch bei den Aquariumfischen bestätigen. Unabhängig von der Reichhaltigkeit und Ergiebigkeit der Nahrungsquelle treten auch im Ernährungszustand der Junglachse feststellbare Schwankungen auf. Es handelt sich hierbei um kleinere, aber charakteristische Unterernährungsperioden, welche ohne Milieuwechsel stattfinden und die ausserordentlich gesetzmässig zu sein scheinen. Dass diese periodischen Schwankungen im Ernährungszustande auch bei Aquariumslachsen vorkommen, die konstant gleich gefüttert werden, ist bemerkenswert. Sie stehen im Gegensatz zu den meisten in Aquarien gehaltenen Süsswasserfischen, welche in der Regel ihre Ernährungseigentümlichkeiten des Freilebens leicht variieren und sogar vollständig verlieren können. Umso wesentlicher ist für uns der Nachweis der kleinen Unterernährungsperioden der Salmlinge, da Reibisch an Jungschollen der Ostsee grundsätzlich übereinstimmende Beobachtungen gemacht hat. L. Reibisch (1911) hat nachgewiesen, dass abgesehen von gewissen gelegentlichen Schwankungen des Ernährungszustandes im Januar, Februar und März auch die Jungschollen regelmässig einen Tiefstand desselben zeigen. Auch die Jungschollen „hungern“ nicht absolut, sondern partiell, was sich aber keineswegs auf einen an bestimmter Stelle momentan vorhandenen Nahrungsmangel zurückführen lässt. Es folgt aus den Untersuchungen von Reibisch, dass die kleinen Unterernährungs- oder

„Hungerperioden" der Ostseeschollen spontan auftreten. Und natürlich sind sie auch unabhängig vom Laichgeschäft.

Da nun die Jungforellen nach unseren Beobachtungen die Schwankungen im Ernährungszustand, wie sie für den Junglachs deutlich feststehen, nicht aufweisen, betonen wir diesen Sachverhalt im Hinblick auf die später zu beschreibende Synchonie-phase ganz besonders. Der Lachs weist also in seiner Jugendphase Schwankungen im Ernährungszustande auf, die die entsprechenden Schwankungen in den Spätphasen anzudeuten scheinen.

Die geschilderten Verhältnisse bei den Junglachsen lassen erkennen, dass in der Jugendphase Merkmale vorhanden sind, welche das spätere lachstypische Verhalten bereits in deutlich ausgeprägten Ansätzen enthalten. Bevor wir aber den hier gezogenen Schluss für den Zusammenhang der Jugendphase und Spätphase auswerten können, ist es nötig, eine Reihe weiterer Einzelheiten in das bisherige Bild der geschilderten „Vorphase" einzuordnen. Wir haben bereits die Tatsache erwähnt, dass die Junglachse ihre Abwanderung zum Meere zu ganz verschiedenen Zeitpunkten beginnen. Für den Rhein gilt die Feststellung von Hoek, dass sowohl ein- wie zweijährige Fische abwandern. Wir treffen also im Fluss stets verschiedene Alters- und Grössengruppen an. Die Abwanderung erfolgt meist im Frühjahr mit dem verstreichenden Hochwasser. Nach Hoek wandern die kleinsten und jüngsten Individuen zuerst ab, denen die grösseren erst später nachfolgen. Auch geht die Abwanderung der verschiedenen Altersgruppen in getrennten Schwärmen und bei sehr verschiedener Wandergeschwindigkeit vor sich. Die ersten Abwanderer messen 11—17,5 cm und die letzten Nachzügler, welche noch bis Anfang August im Hollandsch Diep angetroffen werden können, messen 20—23,5 cm. Der Übertritt ins Meer findet im Stromgebiet des Rheines kaum später als Mitte August statt. Für die Rheinlachse gilt die Regel, dass die weiblichen Fische zuerst abwandern. Die einsömmerigen Fische sind etwa zur Hälfte mehr Weibchen als Männchen, während die zweisömmerigen Fische fast ausschliesslich männliche Tiere umfassen. Auf das Problem der frühreifen männlichen Junglachse können wir nicht näher eintreten. Die Tatsache, die neuerdings von den englischen Forschern J. H. Orton, I. W. Jones und G. M. King (1938) statistisch geprüft wurde, beweist aber, dass die

Übereinstimmungen von Jugendstadium und Spätstadium beträchtlich sein können. Das Phänomen der Frühreife des Lachses müsste aber zunächst genauer erforscht werden, als es bis jetzt geschehen ist, um in unseren Vergleich aufgenommen zu werden. Die Aufspaltung der Junglachse in mehrere Altersgruppen und entsprechende Grössenordnungen ist wiederum ein Merkmal, welches die Spätphasen ebenfalls auszeichnet.

Das Phänomen der Wanderung, welches für die Spätphasen so typisch ist, findet aber bereits vor der Abwanderung ins Meer einen typischen Ausdruck. Von einigen Forschern wurde die Beobachtung gemacht, dass die Junglachse dazu neigen, schon sehr früh Schwärme zu bilden und flussaufwärts zu wandern. Die Salmlinge werden nun verhältnismässig selten im Hauptfluss gefangen, da sie stets in die Zuflüsse, Seitenarme und Altwasser eindringen. Es handelt sich hier um kleine Jugendwanderungen, die beweisen, dass das Wandern für sämtliche Stadien des Lachses typisch ist und dass die jugendlichen Wanderungen im selben Sinne wie die übrigen Merkmale der Vorphase verstanden werden müssen.

Wir wissen auch von homoiothermen Tieren, dass sie kleinere Wanderungen ausführen können, welche unabhängig von den Wanderungen des Nahrungs- und Fortpflanzungszyklus sind. Ähnliche bei Zugvögeln (Stare und Kiebitze) mit Frühsommerzug oder Zwischenzug bezeichnete Wandererscheinungen dürften hierher zu zählen sein. Beim Lachs fallen diese Jugendwanderungen in eine ausserordentlich frühe Phase des Flussaufenthaltes (erstes Lebenshalbjahr), sodass sie nicht in direkte Beziehung zur späteren Abwanderung gesetzt werden dürfen. Wir haben diese Verhältnisse in den Jahren 1931 und 1932 im Mündungsgebiet der Wiese in den Rhein genauer verfolgen können. Sie zeigen uns deutlich, dass diese Verhaltensweise des Junglachses zur Serie jener Merkmale gehört, die in der Jugendphase auftreten und bereits das künftige zyklische Verhalten des Lachses auffällig andeuten. Das Merkmal „Wandern" erweist sich als äusserst stabil. Versuche und Untersuchungen am sogenannten Landlocked-Salmon aus Amerika und Skandinavien bestätigen diesen Sachverhalt. Künstlich zurückgehaltene Lachse scheinen als Binnenlachse den „Wandertrieb" ganz zu verlieren. Es zeigt sich aber die für uns wichtige Tatsache, dass das „Wandern" eben nicht gänzlich aufgegeben, sondern dass es in Richtung Seeforelle abgeändert wird. An Stelle der

anadromen und katadromen Wanderungen treten bei diesen Biotop-Varietäten kleinere Wanderungen vom See in die Zuflüsse und von diesen zurück in den See. Die verallgemeinerte Behauptung, der Wandertrieb gehe verloren, muss fallen gelassen werden, da die Wandertendenz beibehalten bleibt und nur eine graduelle aber lachstypische Modifikation erfährt.

Der Vergleich zwischen Jugendphase und Spätphasen, der bis jetzt in erster Linie die biologischen Merkmale betraf, konnte auch auf einige anatomische Erscheinungen ausgedehnt werden. So zeigte die starke Darmverfettung der Salmlinge eine gewisse Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den marinen Fresslachsen. Besonders aufgefallen war der stark lappig ausgezogene dreieckige Fettkörper, welcher der Kurvatur des Magens stets in derselben Lage und Grössenordnung anhing. Der Fettbelag des Divertikelsystems zeigte bei den Junglachsen beträchtliche Schwankungen hinsichtlich seiner Masse, eine Erscheinung, welche bei den gleichaltrigen Forellen nicht zu beobachten war. Auch darin scheint es sich um ein ausgesprochen lachstypisches Verhalten zu handeln.

Ein weiterer Vergleichspunkt betrifft die Pigmentierung. Der Wechsel des Farbkleides steht in strengem Zusammenhang mit der Abwanderung der Junglachse. Gesetzmässig ist die Tatsache, dass die Junglachse bereits vor dem Übertritt ins Brackwasser das typisch marine Silberkleid anlegen. Das Verblassen und allmähliche Verschwinden der dunklen Seitenbänder und der roten Tupfen beginnt unabhängig vom Milieu. Häufig setzt die Veränderung des Farbkleides erst innerhalb der Brackwasserregion ein; jedoch haben wir selber drei Junglachse aus dem Oberrhein genau untersuchen können und festgestellt, dass bei diesen zweijährigen Fischen die Abänderung des Farbkleides im Monat Februar bereits ziemlich weit fortgeschritten war. Die Seitenflecken waren nur noch schwach festzustellen. Die Umstimmung erfolgt demnach zweifellos ohne äussere Faktoren.

Fassen wir die einzelnen Daten und Fakten des Jugendstadiums zusammen, so ergibt sich das folgende Bild:

Die Ernährungsart, die kleinen Unterernährungsperioden, der Farbwechsel, wie auch das Auftreten von Frühwanderungen zeigen Anklänge an die spätere Lebensart des Lachses. Die einzelnen Merkmale, welche wir als lachstypisch bezeichnet haben, da sie nicht allen Salmoniden zukommen, haben in der Jugendphase eine

scheinbar unausgesprochene und zufällige Gestalt. Selbstverständlich sind diese Merkmale nicht weniger gesetzmässig als zu späteren Zeitpunkten, aber sie sind doch bedeutend weniger spezialisiert und auch weniger ausgeprägt. Der biotische Schritt von der Jugendphase zur Spätphase ist beim Lachs durch eine enorme Steigerung seiner hauptsächlichsten Leistungen ausgezeichnet. Das im Meere rapid einsetzende Längenwachstum, die ebenfalls rasch zunehmende Reservestoffspeicherung (Verfettung), welche sich in der hinlänglich statistisch beschriebenen Gewichtszunahme, ausdrückt die Ausbildung vieler Verhaltensweisen in Richtung der Raubfischnatur, endlich die enorme Steigerung der Wanderaktivität sind letzten Endes alles beim Junglachs bereits angedeutete Merkmale des Meerlachsstadiums. Die Jugendphase zeigt uns demnach eine Art „Vorentwurf" der Spätphasen. Wir betonen noch, dass die individuellen Verschiedenheiten der Verhaltensweisen der Junglachse in den verschiedenen Flussystemen recht bedeutend sein können, was wohl auch viele Forscher gehindert hat, sie allzu direkt in Beziehung zu den Spätphasen zu setzen.

3. *Der Phasenwechsel.*

Wir haben bei der Schilderung der Jugendphase die merkwürdige Erscheinung des sogenannten Phasenwechsels kennen gelernt. Es handelt sich also im wesentlichen um den Wechsel von zwei extremen Zuständen. In periodischer Folge wird der Zustand der extrem gesteigerten äusseren Ernährung *(Status devorans)* vom Zustande der ausschliesslich getätigten Geschlechtsfunktion *(Status prolificus)* abgelöst. Das auffallendste Merkmal des Zustandwechsels ist die Tatsache, dass beide Phasen einander diametral entgegengesetzte Maxima aufweisen. Wir versuchen deshalb, den Grad der Reife, wie den Grad der Überernährung allgemein zu bestimmen.

Für die Reifegradbestimmung haben wir uns für die von A. Bückmann (1929) vorgeschlagene Einteilung und Vereinfachung entschieden. Gegenüber der Heincke-Maier'schen Reifegradtabelle, welche für Heringe verwendet wurde, hat sie den Vorteil, nur die wesentlichsten Stadien festzuhalten und nicht noch durch eine grössere Unterteilung Genauigkeit vorzutäuschen. Die Übergänge zwischen den einzelnen Stadien sind ohnehin, wie in allen ähnlichen Fällen, selber fliessend. Ein weiterer Vorteil dieser

gröberen Einteilung ist die durch sie gebotene Möglichkeit, die Reifestadien mit den entsprechenden Ernährungsstadien direkt zu vergleichen. Unschwer lassen sich fünf typische Zustände charakterisieren. Um nicht den allzu funktionellen Begriff des „Ernährungsgrades" gebrauchen zu müssen, haben wir uns für das statischere Wort „Füllegrad" entschlossen. Die typische Ausbildung der gesteigerten äusseren Ernährung im Meere tendiert nach der „Fülle", genau wie die Entwicklung der Gonade nach der „Reife" tendiert. Der Füllegrad bezeichnet jede Ernährungslage des Lachses, sowohl Überernährung wie auch die Unterernährung, welche in der Synchonie einen besonderen Ausdruck findet. Fassen wir das Bisherige zusammen, so haben wir den fünf Reifestadien fünf entsprechende Füllestadien entgegenzustellen (Tab. 2).

Tabelle 2.

Stadium	Reifegrad	Füllegrad
I. Fresslachs	unreif	überernährt
II. Voll-Lachs	reifend	leicht entfettet
III. Salm	stark reifend	stark entfettet
IV. Laichlachs	reif	unterernährt
V. Verlaichter Lachs	abgelaicht	abgemagert

Die Verwendung dieser Begriffe, welche in obiger Tabelle zusammengestellt sind, erleichtert uns die spätere Darstellung der morphologischen Veränderungen des Ernährungssystems. Die Absteckung dieser besonderen Stadien ist in ihrer Schärfe wohl eine künstliche; aber sie wird bewusst nur als Fixierung wichtiger Punkte einer Kurve des Lebensablaufs genommen und erlaubt es, wie wir sehen werden, auch gewisse individuelle Unterschiede der Lachse zu fassen. Die Kurzausdrücke für die einzelnen Stadien der Synchoniephase sind absichtlich allgemein gehalten, um der Tatsache Rechnung zu tragen, dass „Ernährung" weniger spezifisch als die Fortpflanzungserscheinungen auf ein einziges Organsystem beschränkt ist. Weiterhin kommt in den Füllegraden „leicht entfettet", „stark entfettet", die Eigentümlichkeit zum Ausdruck,

dass die bei der Überernährung angelegten Fettdepots die Grundlage für die später einsetzende Unterernährungsphase sind.

Unsere Bemühungen, nach einem noch drastischeren Ausdruck für den Füllegrad zu suchen, sind bisher gescheitert. Um den Füllegrad mittelst eines Index auszudrücken, müsste ein Organsystem von konstanter Grösse gewählt werden. Dasselbe wäre nun eigentlich nur der Schwanz des Lachses. Zur Charakterisierung des Füllegrades scheint uns somit die Ermittlung des Darmindex besonders geeignet, da der Fettschwund am ganzen Verdauungsschlauch eine sehr konstante und zudem regelmässige Erscheinung ist. Wir haben aber auf die Ausrechnung dieser Indexverhältnisse leider verzichten müssen, da es unmöglich war, die sehr teuren Fische in so unwirtschaftlicher Weise zu zerlegen. Deshalb haben wir es auch unterlassen, für die Reifegrade einen Index zu ermitteln. Ein solcher wäre aus der Beziehung

Tabelle 3.

Reifegrade.

Reifegrad	Stadium	♂	♀
I.	unreif	Hoden klare durchsichtige Stränge.	Ovar klar, durchsichtig, mit straffen Wänden und kleinem Lumen, doch schon als Eierstock zu erkennen.
II.	reifend	Hoden trüb. Etwa $^1/_3$ der Länge.	Ovar trüb durchscheinend. Eier bereits klar und durchsichtig zu erkennen.
III.	stark reifend	Hoden ganz undurchsichtig. $^2/_3$ der Endlänge erreicht.	Eier noch ungleich gross. Nur noch wenig Eier durchsichtig.
IV.	reif	Hoden undurchsichtig, milchig-weiss. Endgültige Länge ist erreicht. Prall angefüllt. Samenblasen gefüllt.	Eier von annähernd gleicher Grösse, undurchsichtig, klar.
V.	verlaicht	Hoden-Wände schlaff und Samenkanal oft geknickt. Samenblasen zusammengefallen, leer. Meist noch geringe Samenmengen enthaltend.	Ovar stark verkürzt, meist noch vereinzelte Eier enthaltend, die zum Teil Resorptionserscheinungen zeigen.

von Gonadenwachstum (Länge der Hoden und Ovarien) zur relativ konstanten Körperlänge errechenbar. Wir haben uns zu dieser Preisgabe einer scheinbar exakteren Darstellung umso leichter entschliessen können, da es im Charakter der vorliegenden Studie liegt, angesichts der tatsächlichen Komplikationen der Erscheinungen nicht eine scheinbare Einfachheit vorzutäuschen.

Tabelle 4.

Füllegrade (Ernährungsstadien).

Fülle-grad	Stadium	♂ und ♀
I.	über-ernährt	Darmkanal stark ausgeweitet. Magen stets mit angedauten Fischen gefüllt. Divertikeldarm mit Parasiten angeschoppt. Teile des Verdauungsschlauchs völlig im Fettkörper eingebettet. Leber dunkelgelb. Gallenblase prall gefüllt. Milz leicht hyperämisch.
II.	leicht entfettet	Darm und Magen leer bis auf letzten Darmabschnitt, der viel Kotballen enthält. Wenig Darmparasiten. Reichlich Darmschleim. Darm geschrumpft. Fettkörper des Darms sichtbar geschwunden. Gallenblase platt kontrahiert, mit wenig Sekret. Milz verkleinert.
III.	stark entfettet	Darmschrumpfung beträchtlich, Dünndarm strangartig. Parasiten fehlen meist. 2/3 des Fettkörpers abgebaut. Magenschleim durchsichtig klar. Wenig hellgelber Darmschleim. Leber heller geworden, lilatöne. Gallenblase leer und stark geschrumpft, oft mit kleinen Oberflächenerhebungen. Milz stark vergrössert und hyperämisch.
IV.	unter-ernährt	Darm anämisch blass, Lumen auffallend reduziert. Fettkörper rudimentär. Leber von kompakter Konsistenz und oft hellbraun. Gallenblase mit zystigen Erweiterungen. Milz stets maximal verkleinert und anämisch.
V.	abgemagert	Darm leicht erweitert. Magenwandung schlaffer. Reichlich neue Schleimabsonderung. Neue Ausschüttung des Gallensekretes von der Leber direkt in den Darm. Gallenblase mit rückgebildeten Zysten und leicht erweitert. Milz wieder stark vergrössert und hyperämisch.

Das zur nochmaligen Veranschaulichung an den Schluss dieses Abschnittes gestellte Schema III versucht, das lachstypische Phänomen unter einem weiteren Gesichtspunkte darzustellen. Die Kreisspirale bringt erstens einmal die zyklische Natur des Phasen-

wechsels und zweitens auch die Beziehung der wechselnden Organdominanzen zum Ausdruck. Das Schema beschränkt sich bewusst auf eine erste allgemeine Charakterisierung und will nicht dem nächsten Abschnitt vorgreifen, der sich mit den Verhältnissen des Verdauungsapparates der Spätphasen im einzelnen befassen wird.

Die hier einschlägigen Tabellen 3 und 4 sind für den praktischen Gebrauch geeignet und dienen der näheren Bestimmung des Reifegrades und Füllegrades eines Stadiums.

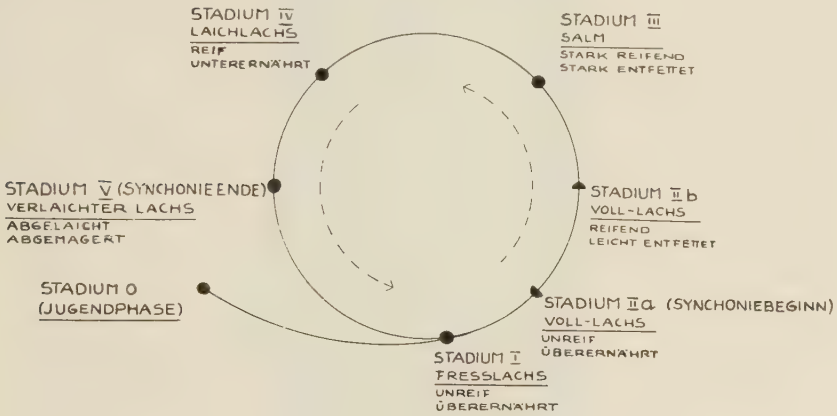

Abb. 3. — Schema.
Zyklus der einander zugeordneten Zustände des Reife- und Füllegrades.

4. *Die Stadienreihenfolge der Spätphase.*

Im folgenden gelangen die an die Jugendphase (Stadium 0) anschliessenden Stadien zur Darstellung.

Stadium I.

Wir haben diese Phase vor allem am Ostseelachs studiert, da eigentliche „Rheinlachse" aus der Nordsee nur durch Zufallsfänge zu erhalten sind. Jedoch ist das allgemeine Bild des Meerlachses von Ostsee und Nordsee und Atlantik, wie wir uns überzeugen konnten, so weitgehend übereinstimmend, dass dieses Unterfangen voll gerechtfertigt ist.

Biotop: Zwischen Neukuhren und der Danziger Bucht befindet sich ein hauptsächlichster Weidegrund des Ostseelachses.

Derselbe umfasst sowohl das Danziger Tief, welches Senkungen bis zu 100 Metern aufweist, wie auch vor allem die 15 und 30 Meter tiefe Zone, welche nördlich der Küste, in Entfernungen von 20 bis 25 Kilometern vorgelagert ist und sich vom Danziger Tief bis auf die Höhe der Kurischen Nehrung hinzieht. Der Salzgehalt beträgt in diesen sehr ausgesüssten Gebieten der Samlandküste nur 2,5—3%. Im Danziger Tief wird bis zu 6% im Maximum gemessen. Die Verhältnisse der Salzkonzentration unseres marinen Biotops sind deshalb ausserordentlich untypisch für das Meerstadium des Rheinlachses.

Die von uns gemessenen Temperaturen in 2 und 3, resp. 4 und 5 Meter Tiefe betrugen 3,4—3,9° C. resp. 2,8—3,1° C. Kurze Zeit bevor wir unsere Fänge im März und April 1938 ausführen konnten, war noch starker Eisgang in beiden Haffen. Es scheint demnach keine optimale Temperatur für den *Status devorans* zu geben. Das Fangergebnis zeigte, dass Fische, welche verschiedenen Grössenkategorien und Altersklassen angehören, zusammen auf den Weidegründen stehen. Es handelt sich somit um ausgesprochene Fressgemeinschaften, welche entsprechend den späteren Laichgemeinschaften zu werten sind. Unsere Magenuntersuchungen bewiesen, dass fortwährend Beute aufgenommen wird. Die Verdauung geht ausserordentlich beschleunigt vor sich, was daraus hervorgeht, dass in der *Pars appendicularis* eigentlich nur noch sehr verdünnter Nahrungsbrei mit Fischgräten nachgewiesen werden kann. Im Magen befinden sich stets Nahrungstiere in allen Stadien der Andauung. Die Nahrungsanalyse ergibt eine strenge Bindung an die Beutetiere. *Ammodytes* und *Clupea*, welche in erster Linie die Weidegründe der Flachsee konstituieren, werden an der Samlandküste vom Lachs regelmässig bevorzugt. Die Futterfische werden vom Schwanz her erfasst und verschlungen, woraus mit aller Deutlichkeit hervorgeht, dass der Lachs der Schwimmrichtung seiner Beutetiere folgt (Abb. 7).

Die äussere Gestalt des Meerfisches: Der Körper des Meerlachses ist auffallend ebenmässig gebaut als Ausdruck seines grossen Füllegrades. Der Kopf, der in beiden Geschlechtern weitgehende Übereinstimmung zeigt, ist im Vergleich zum übrigen Körper relativ klein und erweist sich als Schwimmpol vollständig in die typische Spindelgestalt des Körpers eingebaut. Bekanntlich fehlen den Meerlachsen die Hakenbildungen, wie man

sie bei den Flusslachsen kennt. In geringen Ansätzen konnten wir diese jedoch stets bei Männchen und Weibchen am Unterkiefer feststellen. Der starke Schwanz mit der mächtigen Schwanzflosse dominiert als Verlängerung des Körpers; er ist aber nicht stangen-

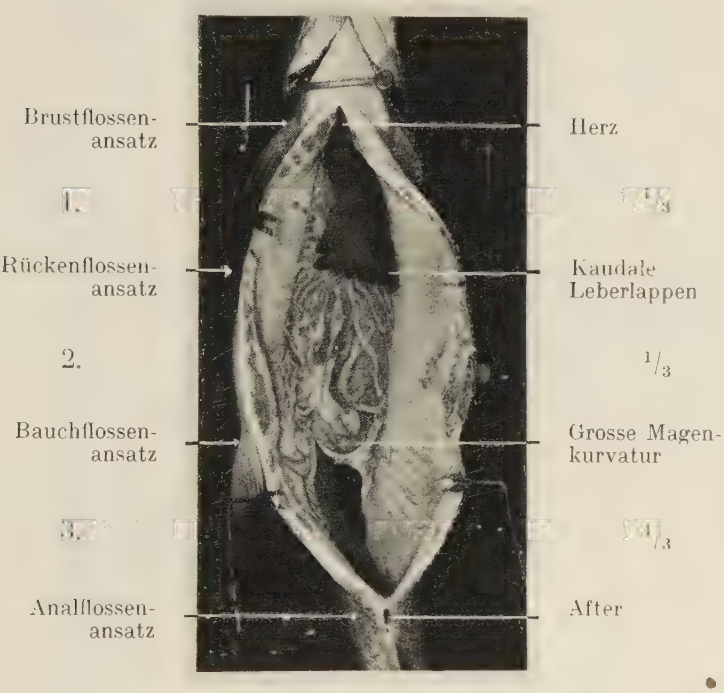

Abb. 4.
Weiblicher Fresslachs. Stadium I.

Die starke Verfettung ist neben dem Fettkörper besonders deutlich an der angeschnittenen Beckenregion und an der milchigen Tönung der Seitenrumpfmuskulatur zu erkennen. Kapillaren der Leber und Gefässe des Querfaltendarmes fallen durch ihre starke Durchblutung auf.

artig abgesetzt wie bei den Spätstadien, sondern unterstützt ebenfalls die lang ausgezogene Gestalt des Fisches als Spindelform. Da die Reservestoffe und vor allem das Fett im wesentlichen gleichmässig über die gesamte Seitenrumpfmuskulatur verteilt sind, entsteht die regelmässige Rundung und relativ starke „Polsterung" der Regionen, die unmittelbar auf dem Kopf oder auf die Becken-

region folgen, der Grund, weshalb Kopf und Schwanz nicht als stark abgesetzte Körperpartien hervortreten. Dieser Sachverhalt verleiht dem Meerlachs sein heringartiges Aussehen.

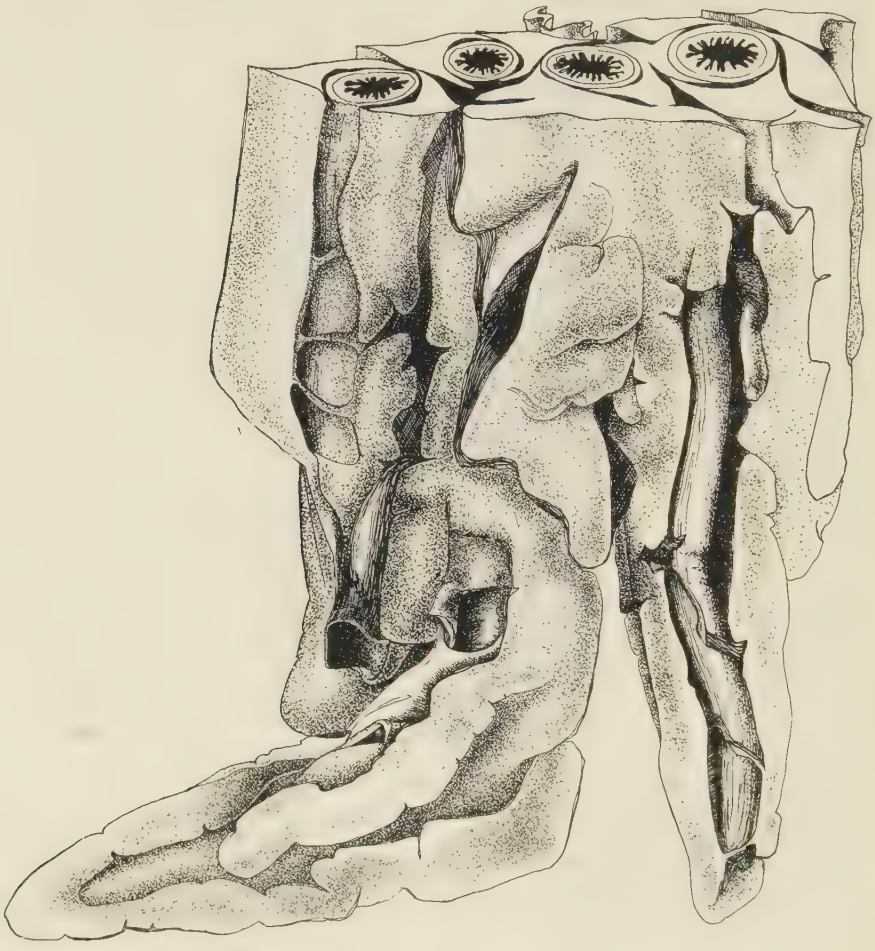

Abb. 5.
Stadium I.

Die dreikantigen, den Divertikeln entlanglaufenden Fettlappen zeigen neben bindegewebigen Verlötungen einzelne fettige Querbrücken. Die Divertikelenden sind von regelmässigen Fettguirlanden umscheidet.

Die Färbung: Das Farbkleid des Meerlachses ist verhältnismässig einfach. Dem dunklen, schiefergrauen, mit gleichmässig verteilten Grün- und Blautönen versehenen Rücken steht die helle,

matt weissliche Bauchseite gegenüber, welche in den meisten Fällen schwache Gelbtöne enthält. Die Flanken sowie die Operkelregion sind intensiv silbern, wodurch die Marinefärbung des Fisches am auffallendsten charakterisiert ist. Neben zahlreichen schwarzen Flecken, welche sich in etwas engerer Anordnung über den Rücken und in etwas weniger dichter über die Seiten verteilen, wo sie nur wenig unter die Seitenlinie herabreichen, finden sich etwa 6 bis 10 besonders grosse Flecken über die Kiemendeckel zerstreut.

Situs viscerum: Abbildung 4.

Der Fettkörper: Wir beginnen bei der Einzeldarstellung der Organe mit dem Fettkörper, weil er ein besonderer Ausdruck für den Ernährungszustand des Lachses ist und regelmässig in gesetzmässiger Ausbildung auftritt. Das Fett ist in vier zusammenhängenden Komplexen über den Darm verteilt. Trotz der Einheitlichkeit dieser Bildung sind deutlich gesonderte Fettanlagerungen zu unterscheiden. Da das Pancreas entsprechend diffus verteilt ist wie der Fettkörper und vollständig von diesem aufgenommen wird, ist eine morphologische Scheidung beider Organe nicht durchführbar.

Abb. 6.
Stadium I.
Querschnitt durch eine Serie verhältnismässig stark kontrahierter Appendices beim Fresslachs. Die einzelnen Lappen des Fettkörpers sind einerseits miteinander selbst, andererseits aber auch mit der Serosa der Darmwand verbunden. Die Abbildung zeigt auch die Lage der Gefässe im Fettkörper.

Die Fettdepots des Divertikeldarms und seiner Appendices bilden einen besonders gestalteten Fettkörper aus.

1) Das Divertikelfett (Abb. 5 u. 6): Dasselbe füllt die Zwischenräume der Appendices in Form von streng eingepassten, in der Regel dreikantigen Lappen aus. Sie umgeben die Enden der Divertikel guirlandenartig. Ihrerseits sind sie an querstehenden Bindegewebsleisten mit der Darmserosa verlötet. Um die Inser-

Abb. 7.
Fresslachs ♀. Stadium I.

Aufgeschnittener Magensack mit Futterfischen in verschiedenem Andauungszustand. Im absteigenden Magenteil ein Hering in typischer Schlinglage.

tionsstellen der Divertikel liegen die Fettmassen in rundlich verbreiterten, plattenartigen Lappen.

2) Das Fettdepot am Oesophagus und Magen: Hier ist eine vollständig andere Anlagerungsart zu beobachten. Das Fett liegt in den starken Mesenterialbändern dem Magen entlang und greift in 1 bis 3 cm breiten Bändern, welche teilweise stumpf gekerbt sind, auf den absteigenden Darmteil über. Auffallend ist, dass die

Fettbänder auf ihrer ganzen Länge verhältnismässig die gleiche Breite beibehalten. Die Anheftung des Speicherfettes erfolgt am Magen besonders durch einige wenige 0,5 bis 1 cm breite, weit auseinander stehende Bindegewebeleisten.

3) Der Fettkomplex der grossen Kurvatur: Auf den Magen folgt ein einheitlicher, dreilappiger Fettkörper, der in zwei vorderen, lang ausgezogenen Lappen den Fundus umgreift. Der dritte Lappen hängt frei in der Leibeshöhle nach hinten und verläuft auf der linken Seite der Milz, welcher er dicht anliegt.

4) Die Fettscheiden der Gefässe und Mesenterien: Ein wesentlicher Teil des Fettkörpers bildet die Fettanlagerung der Häute und Gefässe. Die Fettumscheidung der *Vena intestinalis* und der *Arteria mesenterica* kann diese Gefässe vollständig bedecken in einer Schichtdicke, die das 5- bis 7 fache des Gefässdurchmessers beträgt. Im Unterschied zu den Fettbändern am Darm sind die Fettscheiden der Gefässe durch eine feine Blättchenstruktur charakterisiert. Die scheinbar ausserordentlich günstigen Ansatzstellen der breiten Mesenterialhäute, welche sich am Darmende vorfinden, tragen auffallenderweise nur wenig Fettgewebe.

Ebenfalls selten findet man an der Milz oder an der Leber kleine, isolierte, rundliche Fettscheibchen angeheftet.

Der Verdauungsschlauch: Der durchgehend aufgeschnittene Darmtraktus zeigt vom Oesophag bis zum After folgende Merkmale, die für das Fresstadium typisch sind. Das kurze, sehr muskulöse Speiseröhrenstück wird nie maximal ausgeweitet angetroffen. Es befindet sich stets im Zustande einer leichten Stenose und bildet einen relativ eng zusammenlaufenden Pharynxtrichter. Während des Schlingaktes scheint eine kurzfristige, aber ausserordentliche Dehnung des Oesophagus stattzufinden. Die Falten der Speiseröhre sind nur undeutlich zu erkennen, während das Schleimhautrelief auf einer Strecke von etwa 2 cm krausenartig aufgeworfen erscheint. Die sekundären Fältchen bleiben aber niedrig. Der Cardiateil ist ein grosser, ausgeweiteter Sack mit stets 2 bis 3 deutlich ausgeprägten Längsfalten, während die übrigen 6 bis 7 weiteren Längsfalten bei vollem Magen meist vollständig verstreichen. Die Schleimhaut ist leicht rosa gerötet und besitzt einen ausserordentlich starken Schleimbelag, ein Sachverhalt, der neben der Tatsache, dass vollständig frisch verschluckte Fische

neben bereits leicht angedauten und vollständig aufgelösten gleichzeitig vorhanden sind, auf die gesteigerte Verdauungsaktivität hindeutet. Wir werden bei der Behandlung der Gallenblasenverhältnisse eine weitere wichtige Stütze für diese Annahme

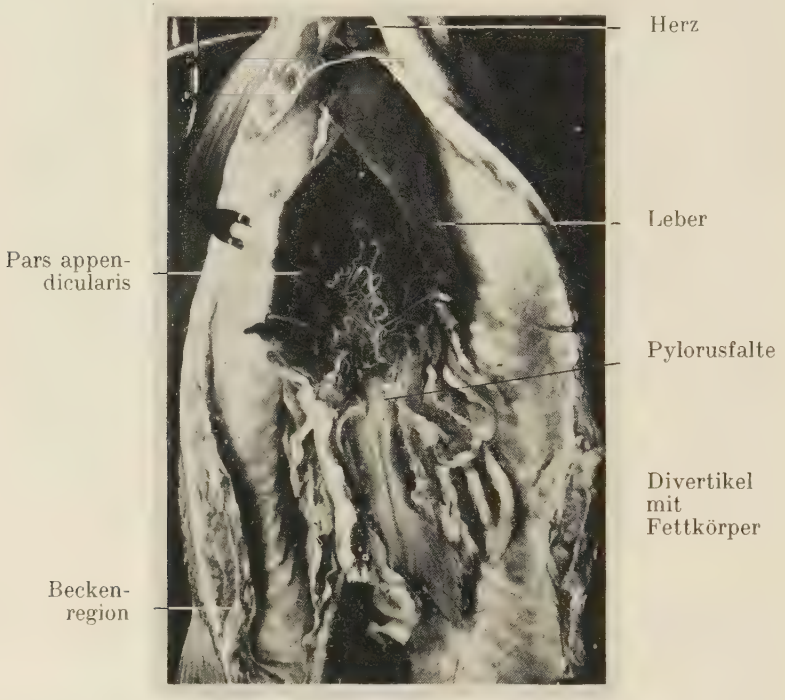

Abb. 8.

Fresslachs ♂. Stadium I.

Divertikeldarm und Pylorusregion aufgeschnitten. Starke Anhäufung der Darmparasiten unmittelbar hinter der Pylorusfalte. Der grösste Teil der Cestoden befindet sich in den Divertikeln.

finden. Innerhalb der Magenkurve sind die Falten gewöhnlich vollständig verstrichen. Es sammelt sich in dieser Gegend der meiste grauweisse und zähflüssige Schleim an. Im Unterschied zu diesen Magenabschnitten ist die Pylorusregion bedeutend englumiger. Diese Tatsache hängt zusammen mit der stärkeren Muskulatur der Pyloruswand und mit der Einrichtung des Pylorussphinkters. In diesem Abschnitt treten auch bei maximal ausge-

weitetem Magen stets sämtliche Längsfalten deutlich hervor. Auch enthält der Pylorusast verhältnismässig wenig Schleim. Der Sphinkter trennt den aufsteigenden Magenschenkel von der mächtigen Bildung des Mitteldarms mit seinen Appendices. Es entsteht im rein morphologischen Sinne ein „Zwischendarmrohr"

Abb. 9.

Stadium I.

Aufgeschnittener Darmtractus des Fresslachses. Magenfalten im Fundus fast vollständig verstrichen. In Cardia und Pylorusregion stets in grosser Anzahl gleichwertig ausgebildete Falten. Pylorussphinkter stark gedehnt.

im Sinne Jacobshagens, welches in einem spitzen Bogen in syphonartiger Stauchung den absteigenden Magenast mit dem Dünndarm verbindet.

Der Divertikeldarm *(Pars appendicularis)* enthält in seinem stark vergrösserten Lumen einen grossen Teil des Nahrungsbreies

zusammen mit einer charakteristischen Schleimmasse. Der cremeartige, relativ dünnflüssige, dunkle, graugelbe Schleim füllt auch die einzelnen Divertikel aus. Da unmittelbar nach den Pylorusfalten der Gallengang einmündet und da dieser Abschnitt zusammen mit Appendices ein einheitliches Ganzes bildet, haben wir hier ein Hauptzentrum für die Fettverdauung zu sehen. Alle Meerlachse zeigten, wie wir bereits ausführten, einen starken Parasitenbefall. In einigen Fällen konnten wir in dieser Darmregion 40 bis 60 Cestoden auszählen, welche bis in die äussersten Divertikelenden verteilt waren. Der Parasitenbefund (Artenzahl), wie er übrigens auch von Heitz dargestellt worden ist, beweist uns aber, dass die Lachse nicht auf einem einzigen Weidegrund stehen bleiben, sondern dass sie ausgedehnte Nahrungswanderungen unternehmen (Abb. 8).

Der Dünndarm und Querfaltendarm. Auf den beinahe zum Magendurchmesser ausgeweiteten Divertikeldarm folgt als längster und englumigster Darmabschnitt der eigentliche Dünndarm. Bereits in diesem Darmrohr findet sich der Nahrungsbrei in Einzelbrocken aufgelöst. Die Schleimmasse tritt stark zurück und Parasiten fehlen fast vollständig. Die Cestoden scheinen auf den vorhergehenden Darmabschnitt lokalisiert zu sein. Das querfaltentragende Darmende setzt nun mit einer starken Lumenbreite ein und enthält wieder reichlichen Darmschleim, der hier ein braunes, dunkles Aussehen hat. Der Kot liegt in Bohnenform zwischen den starken Fächern der Querfalten. Die Wandung des Darmendes ist hier ausserordentlich dünn und ist stark durchblutet. Das eigentliche präanale Darmende, welches keine Querfalten trägt, besitzt 6 bis 8 feine, rippenartige Längsfalten, welche in der Gegend des Afters zwischen dem mächtigen Anussphinkter zusammenlaufen und fast vollständig zurücktreten.

Die Leber. Die Leber ist ein massiges, dunkelbraunes, zusammenhängendes Organ, welches kaudal stark verbreitert ist und in 7 bis 9 kleineren, keilartig zugespitzten Lappen endet. Dieselben sind von starken Gefässverzweigungen durchzogen. Der ganze Leberkörper ist dorsal eingeschnitten und umgibt die in seinem unteren Drittel entspringende Gallenblase, welche ihrerseits mit dem Oesophagus, dem Magen und der Dorsalseite des Divertikeldarms mesenteriell verbunden ist.

Die Gallenblase. Sie ist von birnförmiger Gestalt und

stets prall mit Sekret angefüllt. Bei ihrer grossen Dünnwandigkeit ist das Schleimhautrelief stark durchscheinend, wodurch der Eindruck einer Oberflächenstruktur vorgetäuscht wird. In Färbung und Zeichnung erinnert sie stark an eine blaugrüne Gurke.

Die Milz. Dieselbe zeigt von allen Organen die grössten individuellen Unterschiede. Sie ist stets hyperämisch, was für die Milz im Verdauungszustande typisch zu sein scheint. Die Hyperämie der Meerlachsmilz kann oft einen beträchtlichen Umfang annehmen. Wir fanden in einigen Fällen beim Fresslachs um das Doppelte vergrösserte Milzen. In zwei Fällen konnten wir oberflächliche, tumorartige Knötchen feststellen, wie sie erstmals von Miescher aber ausschliesslich für das Salmstadium beschrieben und beansprucht worden sind. Wir kommen bei der Behandlung der synchonischen Milzen auf diese merkwürdige Übereinstimmung zwischen Meerlachs und Salm zurück.

Stadium II.

Für die Darstellung dieser Phase benützten wir in erster Linie die Lachse aus dem holländischen Niederrhein und unter diesen besonders die ein Jahr vor der Laichzeit Einwandernden, die sogenannten „grossen Wintersalme". Bei dieser Lachskategoriet die besonders auffallend überernährt war, konnte öfters festgestell, werden, dass die Synchonie erst begonnen haben konnte. Wir bezeichnen das erste Synchoniestadium mit Voll-Lachs.

Biotop. Stand für den Meerlachs der Biotop als trophisches Milieu in einer direkten Entsprechung zum Stadium, so gilt dieser Sachverhalt für das jetzt folgende Stadium nicht mehr.

Wir haben bereits bei der Behandlung der Lachsfänge neun in Harlingen an der Nordseeküste gefangene Lachse erwähnt, welche die Nahrungsaufnahme kaum länger als zwei Wochen eingestellt haben konnten. Die Fische gehören deshalb zweifellos dem ersten Synchoniestadium an (Stadium II) und stammen aus der Ebbe-Flutzone des Strandes. Drei weitere Fische stammten aus Den Helder, in Nordholland, aus einem ebenfalls reinen Salzwasserbiotop. Hingegen erhielten wir das Stadium II selbst aus Woudrichem an der Oberen Merwede, welche nurmehr Süsswasser führt und ausserhalb der Einflussphäre von Ebbe und Flut liegt. Der

Hauptfang für Stadium II war in der eigentlichen Brackregion, was aber einer reinen Zufallselektion entspricht und mit der Übergangsphase der Fische vom Salzwasser in das Süsswasser zusammenhängt, da die Meerlachse sich 6—10 Tage zum Zwecke der Süsswasseranpassung in diesem Biotop befinden.

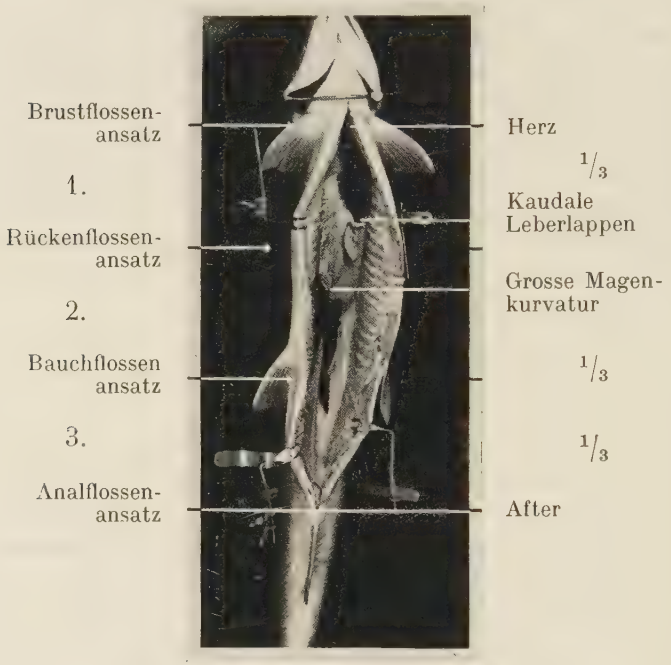

Abb. 10.

Salm ♀. Stadium III.

Der Entfettungszustand ist am beträchtlichen Schwund des Fettkörpers, ferner am stärkeren Hervortreten der Metamerie der Seitenrumpfmuskulatur zu erkennen. Die Abmagerung führt zu einer Versteifung der gesamten Bauchwand. Magen und Divertikel füllen die erste Hälfte des zweiten Leibeshöhlendrittels aus.

Die äussere Gestalt des Voll-Lachses. Dieselbe lässt sich besonders gut an denjenigen Lachsen beobachten, welche im Dezember, Januar, Februar und auch noch im Monat März in das Flussystem einsteigen. Es handelt sich, wie wir seit den Untersuchungen von Miescher und genauer seit Hoek wissen,

um Fische, die bereits 12 bis 15 Monate vor dem Erreichen ihrer Geschlechtsreife ins Süsswasser einwandern. Die Frage, in welchem Verhältnis diese besondere Lachskategorie (grosse Winter- oder Frühjahrssalme) zu den von uns speziell untersuchten, später einwandernden, den sogenannten grossen Sommerlachsen steht, die von uns vor allem im Stadium III untersucht worden sind, soll uns hier nicht näher berühren. Für uns ist die Gruppe der Früheinwanderer deshalb wertvoll, weil es sich hier um die fettesten und noch völlig meerlachsartigen Fische handelt, welche, wie wir nachgewiesen haben, erst eine kurze Synchoniephase hinter sich haben. Die Fische erinnern, wie gesagt, stark an die Spindelgestalt des Meerlachses. Bei ihnen fällt auf, dass der „Laichhaken" noch nicht merklich vergrössert ist [1].

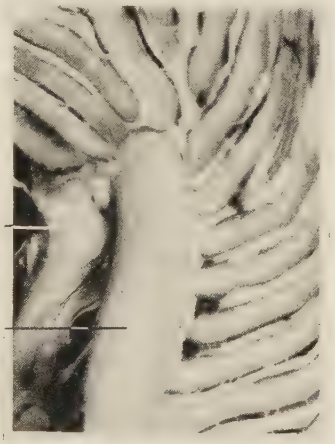

Abb. 11.
Salm. Stadium III.
Insertionsstellen der Divertikel besitzen noch starke Fettanlagerung.

Die Färbung. Obwohl im ganzen das marine Farbkleid dominiert, was sich besonders stark an der Silberfärbung der Flanken und des Operkels bemerkbar macht, ist der Rücken bereits dunkler geworden. Das beim Meerlachs noch stark leuchtende Strukturblau verblasst und wird von grün und dunklen Grautönen abgelöst. Das Phänomen des Dunkelwerdens und der Schwarzfärbung bei so genannten „Hungerfischen" wurde, seit es Knauthe (1892) bei Karpfen und Hechtenin nahrungsarmen Tümpeln erstmals festgestellt hatte, wiederholt bestätigt. Für den

[1] Neuerdings hat Tschernawin nachgewiesen, dass der Nasen- und Kinnknorpel schon zu wachsen anfängt, ehe man irgend ein Zeichen von Bildungstätigkeit an den Hoden bemerken kann. Wir verweisen für diese Einzelheiten, welche die Schädelveränderung betreffen, auf die neueste Arbeit des russischen Forschers (1938).

Lachs gilt jedenfalls, dass die typische Dunkelfärbung der Rückenseite bereits auf sehr früher Synchoniestufe auftritt.

Situs viscerum[1].

Der Fettkörper. Der Fettkomplex der grossen Kurvatur ist bereits sichtbar geschwunden. In mehreren Fällen war der der Milz anliegende Fettlappen fast vollständig resorbiert. An zweiter Stelle haben die Fettscheiden der Gefässe eine stärkere Reduktion erfahren. Das Divertikelfett, ebenso wie die Fettbänder des Vorderteiles, sind nur in geringem Masse, aber gleichmässig, abgebaut worden (siehe Tabelle 3, S. 39).

Der Verdauungsschlauch. Bereits erwähnten wir die starke Faltung der Schleimhaut im Vorderdarm. Besonders auffallend ist die starke Verengung der Speiseröhre, während der Cardiateil des Magens verhältnismässig schlaff und leer herunterhängt. Die Wandung des Pylorusmagens ist hingegen versteift, und ein dickflüssiger Schleimpfropf bildet zusammen mit dem verengerten Pylorus den Abschluss gegen den Mitteldarm.

Die Pars appendicularis. Sie ist selbst nur wenig kontrahiert und fällt durch eine reiche Schleimanfüllung auf. Der Parasitenbefall ist in dieser Mitteldarmregion merklich zurückgegangen, eine Feststellung, welcher besondere Bedeutung zukommt, da sie auch für die im Meerwasser gefangenen Nordseelachse gilt.

Der Dünndarm und Querfaltendarm. Der Dünndarm ist in diesem Stadium ebenfalls prall mit gelbem Schleim angefüllt. Es entsteht der Eindruck, dass in diesem Zustande eine starke Ableitung der letzten Nährstoffe der Fressphase durch starke Schleimerzeugung stattfindet. Im letzten Drittel des Dünndarms wie auch im Querfaltenteil ist in gewissen Fällen noch reichlich Nahrungsbrei nachzuweisen. Die Kotballen liegen im Querfaltendarm regelmässig hintereinander und sind von gallertiger Konsistenz. Grössere Mengen von Nahrungsresten konnten aber bereits auf diesem von uns untersuchten späteren Stadium II nicht mehr nachgewiesen werden. Es handelt sich also um eine ausgesprochen rasche Darmentleerung.

[1] Da das Situsübersichtsbild beim Voll-Lachs gegenüber dem Fress-Lachs keine auffallenden Unterschiede aufweist, unterlassen wir seine besondere Abbildung.

Die Leber ist auf diesem Stadium gestaltlich unverändert. Die Gallenblase enthält in der Regel nur noch wenig Sekret und zeigt bereits starke Schrumpfungserscheinungen, welche im Spezialabschnitt dargestellt werden.

Die Milz. Sie ist, verglichen mit Stadium I, leicht anämisch geworden und etwas verkleinert. Diese Feststellung gilt aber nur für die frühen Perioden des Stadiums II. Wir fanden zweimal bei männlichen Wintersalmen im März bereits vergrösserte Milzen, welche an Salmzustände erinnerten. Auch erwies sich die Variabilität dieses Organs schon beim Meerlachs als eine beträchtliche, sodass ihr für die Charakterisierung der ersten Stadien nur eine mehr allgemeine Bedeutung zukommen kann.

Stadium III.

Die Salmphase haben wir vor allem an den „grossen und kleinen Sommerlachsen" in Holland untersucht. Wenige Salme an dem Oberrhein dienten zum Vergleich neben einer Reihe von Loiresalmen und norwegischen Salmen. Das Salmstadium ist sehr wenig an einen bestimmten Lebensraum gebunden.

Biotop. Lachse des Stadiums III kommen wohl an der Küste, im Estuarium und Niederrhein, aber auch auf den späteren Laichplätzen des Oberrheins vor. Entscheidend für die Kennzeichnung des Salmstadiums sind also nicht räumliche Ferne oder Nähe vom Laichplatz, sondern gestaltliche Merkmale, welche ihrerseits vom zeitlichen Abstand von der Laichzeit abhängen.

Die Gestalt des „Salms". Die Gestalt des Salms ist bereits stark verschieden von der des Meerlachses, wie auch von der Gestalt der frühen Einstiegslachse. Die heringsartige Spindelgestalt, welche beim Meerlachs der Ausdruck für eine relativ einfache Ebenmässigkeit darstellte, ist verloren gegangen. Durch die Veränderungen des Schädels und der Seitenrumpfmuskulatur wird eine kompliziertere Gestalt herausgebildet, welche an Forellen, in gewisser Hinsicht auch an Felchen erinnert. Der Kopf verliert seine der Spindelform untergeordnete Stellung und tritt deutlich hervor. Neben dem Rostrum wird besonders auch der Unterkiefer verlängert. Der sattelartig veränderte Schädel kann beim männlichen Lachs bereits eine auffällige Form annehmen. Auch bei den Weibchen zeigen sich Ansätze zu entspre-

chenden Veränderungen. Besonders fällt auch der Schwanz als Ganzes auf, da er sich kaum an den Abbauprozessen beteiligt, welche vor allem die Seitenrumpfmuskulatur und die Bauchflossenmuskulatur betreffen. Er tritt deshalb deutlich abgesetzt, als stangenartige Körperregion hervor. Eine sehr genaue Analyse der Veränderungen am Salmschädel verdanken wir TSCHERNAWIN (1938).

Die Färbung. Der Rücken des Salms besitzt in der Regel schiefergraue, graublaue und vor allem dunkle, olivgrüne Farbtöne. Die typische Silberfärbung der Flanken und des Bauchs ist verloren gegangen und ist einer fast weissen Hellfärbung gewichen. Die beim Meerlachs noch blaugraue und silberige Schwanzflosse ist dunkel geworden und kann gelbliche und vor allem olivgrüne Färbungen erhalten, wie wir dies beim Junglachs häufig finden. Die Schwarzflecken nehmen zahlenmässig ab und werden kleiner. Die Haut selbst wird leicht schwartig, so dass die einzelnen Schuppen tiefer in die Schuppentaschen zu liegen kommen.

Situs viscerum (Abb. 10).

Der Fettkörper. Der auf den Magen folgende Fettkörper ist fast völlig geschwunden. Ebenso sind die Fettbänder des Darms und der Speiseröhre auf wenige Restlappen abgebaut. Die Fettdepots des Divertikelsystems sind noch reichlich ausgebildet; hingegen liegen einzelne Appendices nur noch seitlich von Fettscheiden umgeben. (Abb. 10).

Der Verdauungsschlauch (Abb. 11).

Der Vorderdarm. Die Wandungen des Magens sind auf Stadium III regelmässig versteift. Auch der Cardiateil hat sich dem Schrumpfungscharakter der für das Stadium II typischen Pylorusregion angeglichen. Jedoch müssen wir hervorheben, dass keiner der Magenabschnitte oder der Darmabschnitte völlig lumenlos geworden ist. Im Magensack befindet sich noch reichlich heller Schleim.

Die Pars appendicularis. Bei der Schleimfüllung dieses besonderen Mitteldarmabschnittes handelt es sich beim Stadium III nicht mehr um „Nahrungsbrei", sondern um einen ausgesprochenen synchonischen Darmsaft. Der Schleim hat häufig eine orangegelbe Farbe und wird sehr bald nach dem Absterben des Fisches zähflüssig und rötlich. Das Schleimhautrelief tritt

stärker hervor. Die Insertionsstellen der Divertikel sind nach innen von höher gewordenen Fältchen umgeben. Ein Beweis, dass auch dieser Darmteil sich stärker an der allgemeinen Atrophie beteiligt.

Der Dünndarm. Gegenüber Stadium II ist er bedeutend strangartiger geworden. Im übrigen enthält auch er nur weniger

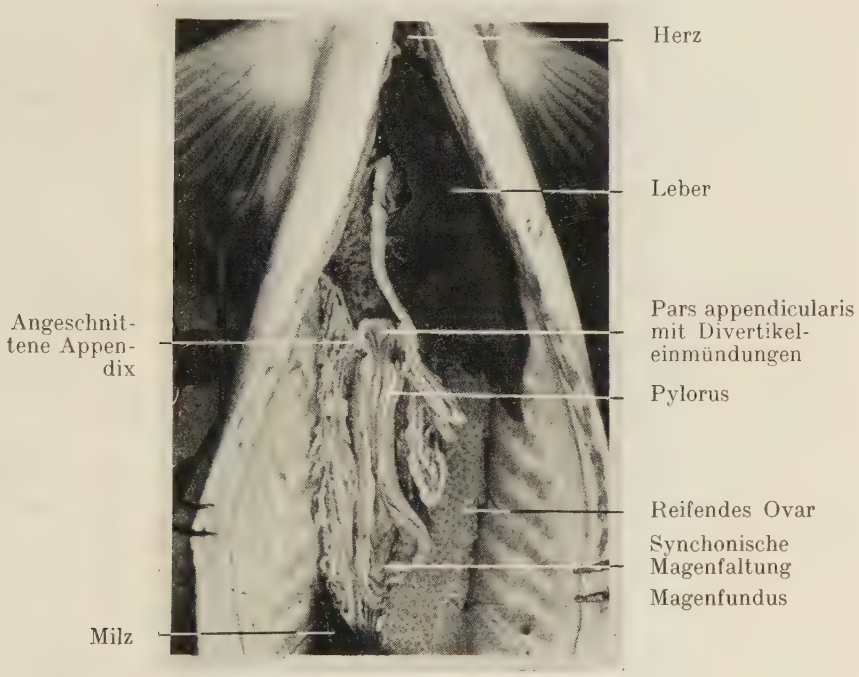

Abb. 12.
Salm ♀. Stadium III.
Spätes Stadium. Darm parasitenfrei und wenig Schleim enthaltend, weshalb die Insertionslöcher der abgehenden Appendices deutlich zu erkennen sind.

Schleim von hellgelber Farbe. Im Querfaltendarm fanden wir auch weniger „Hungerkot", der sehr dunkel, fast rotschwarz gefärbt war. Neben diesen Kotbildungen ist die starke Schleimfüllung jeweils typisch für das Salmstadium.

Leber und Gallenblase. Die Leber hat sich in der Längsrichtung gestreckt und ist heller geworden. An Stelle der dunkelbraunroten Farbe sind zum Teil gelbe und lila Töne ge-

treten. Die stets glatte Oberfläche des Leberkörpers ist nun auch zudem glänzender.

Die Gallenblase hat eine auffallende gestaltliche Veränderung durchgemacht. Das Sekret ist fast vollständig ausgeflossen und die Blasenwandung zeigt eine gesetzmässige Schrumpfung, indem sie in der Längsachse seitlich glatt zusammentritt. Daneben treten zystige Oberflächenveränderungen auf.

Die Milz. Sie ist das besonders charakteristische Organ der Salmphase. Das Organ kann innerhalb einer verhältnismässig kurzen Zeitspanne auf das mehrfache vergrössert werden. Wir kommen bei der Behandlung der Hyperämie auf diese Verhältnisse zurück.

Stadium IV.

Die Phase des reifen Lachses studierten wir an Fischen aus dem Oberrhein und Hochrhein. Daneben dienten zum Vergleich Laichlachse aus schottischen Flüssen.

Das Stadium des Laichlachses folgt dem Salmstadium etwa nach Ablauf von drei Monaten, dem Zeitraume, der von der gesteigerten Bildungstätigkeit der Gonaden beherrscht ist.

Biotop. Wie beim Stadium I finden wir beim Stadium IV eine direkte Zuordnung zum Biotop. Die Fische dieses Stadiums befinden sich auf den Laichplätzen. Wenn auch fast laichreife Fische aus dem Meere in den Fluss einsteigen können, so wird doch die eigentliche Reife im Laichbiotop erreicht. Zudem ist die optimale Temperatur von 8° C. (5°—6°) Voraussetzung für das Einsetzen des Laichgeschäftes und damit auch ein Beweis, dass die vorher weniger streng milieugebundene Laichwanderung nun im Stadium IV unmittelbar von den Biotopfaktoren geregelt und modifiziert wird.

Die Gestalt des Laichlachses. Der Zustand der Abmagerung lässt die auffallende Kopfveränderung, vor allem der männlichen Lachse, deutlich erkennen. Der knorpelige Laichhaken ist nun ganz ausgewachsen. Die vorderen Enden der Prämaxillarknochen, die schneller gewachsen sind als alle anderen Schädelknochen, stehen weit über die vorderen Enden des Rostrums vor. Die Höhlung, welche zwischen den Rostrumenden entstanden ist, nimmt den Haken auf. Der Fisch ist nun seitlich und dorsoventral abgeplattet. Die Haut der Bauchund Brustflossenregion ist lose

hängend. Der Schwanz tritt noch deutlicher hervor. Verglichen mit der Gestalt des Meerlachses und seiner Ebenmässigkeit könnte man

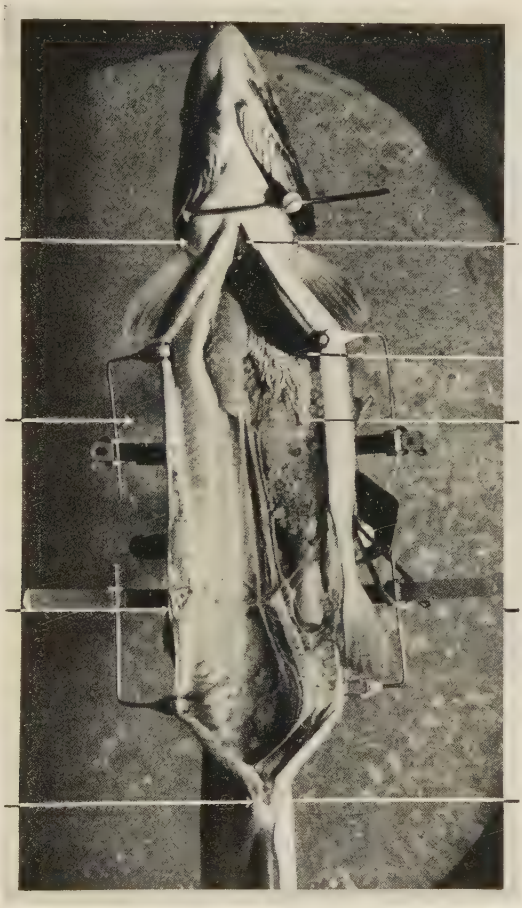

Abb. 13.

Vollreifer Laichlachs ♀ nach Entnahme der Eier.

Der gesteigerte Grad der Entfettung ist an der grossen Sichtbarkeit der durchscheinenden Rippen und am Schwund des Fettkörpers zu erkennen. Magen und Appendiceskomplex auf das erste Drittel der Leibeshöhle beschränkt. Ovar ebenfalls auf diese Region zurückgezogen.

beim Laichlachs von einer disharmonischen Wuchsform sprechen. Wir möchten aber den Nachdruck auf das Gegensatzverhalten der beiden Extremstadien setzen und darauf hinweisen, dass die

„Fettform“ des Meerlachses und die „Magerform“ des Laichlachses zwei Extremformen der „Artgestalt“ verkörpern. Die Gestalt des Laichlachses ist nicht enfaich das Resultat des Schwundes von Reservestoffen und des Kräftezerfalls, sondern im Gegenteil Ausdruck einer besonderen Phase. Es zeigt sich auch darin, dass die schlanke und überaus bewegliche Gestalt des Laichlachses diese Mehrleistungen erlaubt, wie das Überspringen von Hindernissen, die Brunftspiele und Brunftkämpfe, und vor allem das Erwandern der Laichplätze selbst. Dass die Gestalt des Laichlachses eine typische Erscheinung ist, fand auch den Ausdruck darin, dass früher, bevor der Zusammenhang zwischen Meerlachs und Laichlachs festgestellt war, der letztere als besondere Art mit dem Namen *Salmo humatus* bezeichnet worden ist.

Abb. 14.
♀ Laichlachs unmittelbar nach dem Aufschneiden. Querfaltendarm wird durch die Eimasse nicht aus seiner Normallage gedrängt.

Die Färbung. Der Rücken der Laichlachse ist vollständig dunkelolivgrün. Das Strukturblau fehlt, was wir auf die Schuppenveränderungen und die Schwartenbildung der Haut zurückführen konnten. Die helle Bauchgegend zeigt besonders gegen die Brustflossen hin gelbliche Töne. Zahlreiche orangene Flecken tretenan den Flanken und dem Schwanz auf. Die Basis der männlichen Schwanzflosse besitzt häufig eine dunkelkarminrote Färbung. Das eigentliche Hochzeitskleid kann in seiner vollen Ausbildung erst auf den Laichplätzen beobachtet werden.

Situs viscerum (Abb. 13, 14 und 15).

Der Fettkörper. Er ist bis auf Reste resorbiert; deshalb tritt besonders an den Divertikeln und am Magen das bindegewebige Ansatzgerüst der Fettdepots frei zutage. Wenn der

Fettkörper praktisch gleich Null geworden ist, so müssen wir feststellen, dass neben den Pankreasresten stets ebenfalls geringe

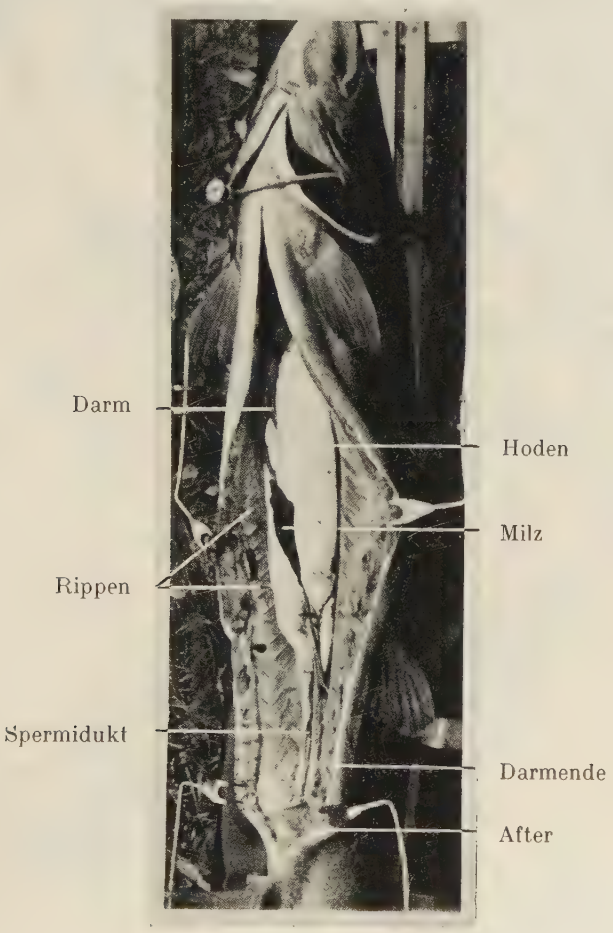

Abb. 15.
Laichlachs ♂. Stadium IV.
Hoher Entfettungsgrad deutlich am Durchscheinen der Rippen zu erkennen.

Fettdepots erhalten bleiben. Die Aufzehrung dieser Reserven ist nie eine totale (Abb. 16 und 17).

Der Verdauungsschlauch. Auch bei der nun maximalen Verengerung des Magenlumens ist die lichte Weite der

Abb. 16.
Laichlachs. Stadium IV.
Divertikelserie mit stark geschwundenem Fettkörper. Die Abbildung zeigt deutlich die bei der Einschmelzung des Fettkörpers freiwerdenden bindegewebigen Füsschen der Appendices.

Speiseröhre noch deutlich nachweisbar. Es ist deshalb falsch, wie es wiederholt geschehen ist, von einer Verklebung der ösophagialen Schleimhaut zu sprechen. Eine solche ist stets nur als postmortale Erscheinung zu deuten. Der im ganzen Magen vorhandene Schleim ist klar und dünnflüssig (Abb. 18).

Die Pars appendicularis. Dieser Darmabschnitt sowie die aus ihm hervorgehenden Appendices enthalten nurmehr wenig dünnflüssigen, hellgelben Schleim. Das Schleimhautrelief macht den Eindruck einer oberflächlich auffallend gereinigten und erneuerten Struktur, da es ausserordentlich regelmässig liegt. Verglichen mit dem entsprechenden Schleimhautrelief des Stadiums I erscheint es jetzt gleichsam fein gesträubt, als ob es ausgekämmt worden sei.

Abb. 17.
Laichlachs. Stadium IV.
Querschnitt durch eine Divertikelserie mit maximal verengerten Lumina. Die Fettlappen sind stark geschwunden, behalten aber in den meisten Fällen die Verbindung untereinander und mit dem Darme bei.

Der Dünndarm und Querfaltendarm. Der Dünndarm enthält in seinem Lumen nur noch wenig dünnflüssiges Sekret. Öfters kann man Schleimhaut-Oberflächen antreffen, welche gerade noch schwach angefeuchtet sind. Im letzten Darmabschnitt sind keine Schleimanhäufungen mehr vorhanden; hingegen trifft man zwischen den auffallend versteiften Querfaltenfächern immer wieder gallertige, braunrote Klümpchen des Synchoniekotes an.

Die Leber und Gallenblase. Verglichen mit dem Salmstadium hat sich die Leber gestaltlich nicht mehr sehr verändert. Einzig zeigt die Hauptmasse der untersuchten Lebern eine hellere, d. h. gelbere Färbung. Die strangartig geschrumpfte

Abb. 18.
Stadium IV.

Aufgeschnittener Verdauungsschlauch des Laichlachses. Die starken synchonischen Magenfalten besonders deutlich gegen die Kurvatur zu erkennen. Auffallend ebenfalls die starke Kontraktion des Musculus sphincter pylori. Die teils parallel verlaufenden, teils stark anastomosierenden Querfalten des unteren, absteigenden Darmrohrs sind flachliegend.

Gallenblase trägt besonders an der Oberfläche des Blasenfundus eine verschieden grosse Anzahl von grünen und türkischblauen Zysten. Sie ist stets fast vollständig entleert.

Die Milz. Sie ist bei den Laichlachsen regelmässig anämisch und kompakt und übersteigt im Maximum ihrer Länge niemals 7 cm. Schwankungen im Milzverhalten sind beim Laichlachs nie zu beobachten gewesen. Er ist durch das Merkmal der verkleinerten Milzen eindeutig zu definieren.

Stadium V.

Das Stadium des verlaichten Lachses studierten wir vor allem im Hochrhein, da durch die Stauwehren bei Augst und Rheinfelden

Abb. 19.
Verlaichter Lachs. Stadium V.
Das Divertikelfett ist maximal geschwunden. Die leichte Ausdehnung der Appendices zeigt sich am Schwinden der laichlachstypischen Kontraktionsringe. Gleichzeitiges Regenerieren der Gallenblasenwandung.

öfters Lachse nach der Laichzeit an der Abwanderung gehindert wurden und so im typischen „Regenerationszustand" gefangen werden konnten. Bekanntlich ist die Rückbildung des Darmes, die monströse, die Nahrungsaufnahme hindernde Laichhakenbildung bei *Oncorhynchus*-Arten irreparabel, das Absterben dieser Formen nach der Laichzeit somit die Norm. Nach bisher unveröffentlichten Untersuchungen der Schuppenveränderungen beim Rheinlachs neigt W. Schmassmann zur Anschauung, dass ein weit grösserer Prozentsatz dieser Fische als man bis jetzt annahm keine

zweite Laichwanderung durchläuft, das Absterben vielleicht eines Viertels der Laichwanderer die Regel sein dürfte. Vom anatomischen Standpunkt aus müssen wir zu diesen Befunden bemerken, dass die von uns in Holland (Boven-Hardinxveld) untersuchten, natürlicherweise abgestorbenen, verlaichten Lachse sich ausnahmslos im regenerierenden Zustande befanden. Im Unterschied zu den *Oncorhynchus*-Arten sind am Körper des Rheinlachses keine irreparablen Veränderungen festzustellen. Der Grund des häufigen Absterbens, der meist mehr gefühlsmässig in „Erschöpfung", „allzugrosser Abmagerung" gesehen wird, ist uns nicht einsichtig geworden.

Biotop. Die verlaichten Lachse befinden sich in der Regel auf der katadromen Wanderung und werden deshalb häufiger im Niederrhein als in der Region der Laichplätze gefangen. Hingegen haben wir selbst aus obigem Grunde dreimal Gelegenheit gehabt, verlaichte Lachse, welche mindestens zwei Wochen die Laichzeit hinter sich hatten, im Hochrhein zu untersuchen, neben einer Anzahl von Fischen, welche 8 bis 12 Tage nach künstlicher Ablaichung im Lachsbassin untersucht wurden.

Die Gestalt des verlaichten Lachses. Erst beim Stadium V tritt die extreme Magerform des Laichlachses in einem gewissen Sinne „negativ" in Erscheinung. Eine Reihe von Merkmalen können wir dafür verantwortlich machen. So vor allem das Einfallen der Flanken und der Bauchwand, welches bei den weiblichen Fischen sehr augenfällig ist. Da die Prämaxillarknochen ebenso wie der Laichhaken sehr rasch zurückgebildet werden, fällt bei den männlichen Lachsen die Verkleinerung des Kopfes auf. Diese gestaltlichen Veränderungen werden überdies noch durch Veränderungen der Färbung hervorgehoben. Die Orangetupfen und die Rotfärbung des Schwanzes gehen rasch verloren, und die gesamte Färbung sowohl des Rückens wie des Bauches ändert in Richtung des Meerlachses ab. Die typische Silberfärbung, welche wir beim Stadium I kennen gelernt haben, erscheint allmählich wieder. Die Schwartenbildungen der Haut verschwinden dieselbe wird wieder salmartig, sodass die Schuppen frei zutage treten und am Rücken bereits wieder Strukturblau zu beobachten ist.

Der Fettkörper ist weitgehend geschwunden (Abb. 19).

Der Vorderdarm. Sowohl Ösophag wie Magen zeigen bereits wieder eine leichte Ausweitung. Dieselbe ist besonders in der Fundusregion am auffallendsten und enthält dort sogar wieder

reichlich neu ausgeschütteten Schleim. Auch zeigt die Schleimhaut selbst wieder eine stärkere Durchblutung.

Die Pars appendicularis. Die Ausweitung der Wandung des Divertikeldarms und der einzelnen Appendices ist ebenfalls deutlich nachzuweisen. Vor allem fällt aber auf, dass gelbes Lebersekret in vermehrtem Masse ausgeschüttet worden ist.

Der Dünndarm und Querfaltendarm. Die Querfalten des absteigenden Darmrohres sind niedriger geworden und lassen ebenfalls deutlich erkennen, dass sich die Schrumpfung des gesamten Darmtraktus in Rückbildung befindet. Die Wandungen sämtlicher Darmabschnitte sind weniger steif.

Die Leber und die Gallenblase. Die Leber selbst zeigt sich unverändert im äusseren Aspekt. Hingegen sind die Zystenbildungen, welche die Gallenblasen des Laichlachses kennzeichnen, bereits stark zurückgebildet und der Blasenkörper selbst hat eine Streckung in der Längsachse und eine Abplattung nach oben und unten erfahren.

Die Milz. Die Milz ist wieder stark vergrössert, bis auf das doppelte, in einzelnen Fällen sogar auf das dreifache des Laichlachszustandes. Der Hyperämiezustand der Milzen verlaichter Lachse erinnert auffällig an das Stadium III. Auch treten an der Oberfläche des Milzkörpers wieder blutgefüllte Erhebungen auf wie bei den Fresslachsen. Bei den weiblichen Fischen konnten wir mehrmals beobachten, dass sich die Resteier in den Ovarien in verschiedenen Resorptionsstadien befanden.

Der Gesamteindruck von Stadium V ist der eines regenerierenden Fisches. Es besteht kein Zweifel darüber, dass das Stadium V das Stadium I vorbereitet und zwar vollkommen unabhängig vom Milieuwechsel. Gelegentliches Einsetzen der äusseren Ernährung kann noch im Fluss stattfinden. Schnappreflex und Schluckakt sind wieder koordiniert. Vergleiche Stadium III und Stadium V (Steinmann, 1925).

Die hier kurz in den wichtigsten Merkmalen charakterisierten Stadien stehen, wie wir zeigen konnten, in einem streng zyklischen Zusammenhang.

Die Tabelle 5 gibt nochmals einen Überblick über die einzelnen von uns untersuchten Organe und verdeutlicht das Ausgeführte in absoluten Zahlen.

Wir haben ja die Stadienbeschreibung so weit als möglich auf

Tabelle 5.

Stadium	Darm Gewicht gr	Gallenblase Länge cm	Fettkörper Gewicht gr	Milz Länge cm	Leber Gewicht gr
I.	218,5	8,5	63	13	115,4
	187,3	8,7	45	9,5	113,5
	135,2	9,3	34	8	87,2
II.	209,5	5,7	44,5	9	—
	183	6,1	30	7	—
	129	6,8	28,5	6,5	—
III.	201,5	4,6	27,4	20,5	138,3
	163	4,8	16	14	117,4
	128,2	5,1	10,6	9,5	92,2
IV.	174	4,4	8,5	9	123,2
	151,3	5,1	4	6	101
	111,5	5,4	1,4	4	79,6
V.	—	4,1	5	16	—
	—	4,3	3,1	14,5	—
	—	5,4	0,8	12	—

Die drei Zahlen sind jeweils absolute Werte und zeigen den von uns für jedes Stadium gefundenen obersten und untersten Grenzwert, wie auch einen mittleren Fall.

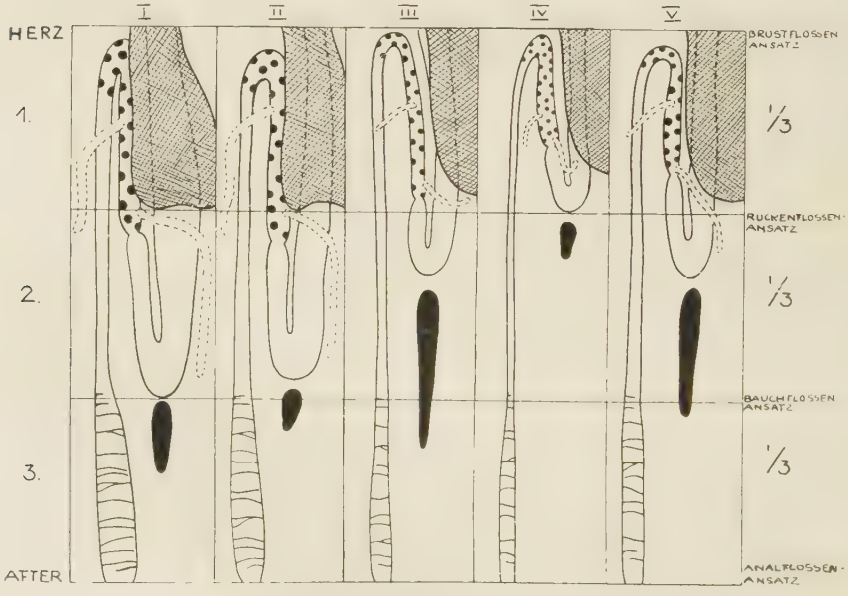

Abb. 20. — Schema.
Schrumpfungs-Verhältnisse des Darmtractus und Milzverhalten.

qualitative Merkmale gestützt, weil eine quantitative Bestimmung der Stadien nicht gelang.

Die Tabelle bestätigt neuerdings das in der Einleitung bereits festgestellte, dass man mit der Darstellung rein quantitativer Merkmale zu keiner konkreten Abgrenzung der Einzelstadien kommen kann. Wenn wir trotzdem einen Überblick über das Organverhalten mittels absoluter Zahlen gebracht haben, so geschah dies nur, um die wirklichen Verhältnisse beim Rheinlachs maximal zu dokumentieren. Besser als die Tabelle 5 zeigt das Schema (Fig. 20), welches in bildlicher Darstellung das stadienrhythmische Verhalten verschiedener Organsysteme in topographischen Vergleich stellt und mit aller Deutlichkeit die morphologischen qualitativen Merkmale heraushebt, dass der von uns beschrittene Weg dem besonderen Material angemessen war. Wenn wir auch gezwungen waren, den qualitativen Merkmalen Primatstellung zuzuerkennen, so haben wir die quantitativen Merkmale als integrierende Bestandteile und in ihrer ergänzenden Bedeutung ausgiebig herangezogen. Das Schema (Fig. 20) versucht geradezu, beide Merkmalsgruppen anschaulich zu vereinen.

B. **Die Synchoniephase.**

1. *Der Verdauungsschlauch.*

Der Verdauungsschlauch als das vom Synchoniebeginn zunächst betroffene Organ zeigt, wie wir gesehen haben, im Stadium II bereits ausgedehnte, makroskopisch feststellbare Veränderungen. Es lag somit nahe, durch die Inanition und den Schrumpfungsprozess bedingte Veränderungen der Feinstruktur von entsprechend tiefgreifender Tragweite zu erwarten. Dies umso mehr, nachdem englische Forscher beim schottischen Lachs (*Salmo salar* L.) zu widersprechenden Beschreibungen des Strukturverhaltens der Magen- und Darmschleimhaut gekommen sind. Die Auseinandersetzung mit jenen Untersuchungen, welche zum Teil Anlass zur vorliegenden Arbeit gewesen sind, folgt im Abschnitt A des theoretischen Teils.

Bevor wir mit der Beschreibung der Darmverhältnisse im einzelnen beginnen, schicken wir als allgemeinstes Ergebnis der Untersuchungen voraus, dass die Veränderungen, welche bei den verschiedenen Darmschichten auftreten, entgegen der ersten Erwartung, ausserordentlich minim sind und nur als graduelle und

funktionelle Unterschiede zu erfassen waren. Dieser Sachverhalt war besonders erstaunlich, nachdem die amerikanischen Forscher Rutter und Greene den pathogenen Zerfall der Magen- und Darmschleimhaut der pazifischen Lachse festgestellt haben.

Ohne dass wir beabsichtigen, eine allgemeine Histologie des Verdauungsapparates beim Rheinlachs zu bringen, wird es öfters notwendig sein, neuere und eigene Beobachtungen über den Salmonidendarm und im speziellen über den Lachsdarm einzufügen.

a) Das Epithel und die Drüsenzellen des Magens.

Das funktionierende Magenepithel besteht beim Lachs aus einem einfachen, hochprismatischen Epithel, dessen Zellen zwei deutlich voneinander geschiedene Zonen aufweisen. Die dem Magenlumen zugekehrte Zellpartie färbt bei Anwendung der Azokarmin-Methode grell hellblau und mit der Färbung nach Prenant (Lichtgrün) dunkelgrün. Da es sich bei beiden Methoden um spezifische Bindegewebsfärbung handelt, die vor allem kollagene Fibrillen und zudem ebenfalls intensiv Mucine anfärben, sind beide Methoden hervorragend geeignet, beim Fischdarm angewandt zu werden. Da es sich bei den Epithelzellen des Lachsmagens ausnahmslos um schleimproduzierende Zellen handelt, die durch einen klar abgesetzten Sekretteil charakterisiert sind, haben wir in diesen Zellen ein geeignetes Strukturelement vor uns, um den funktionellen Zustand der Stadien vergleichend zu prüfen. Betrachten wir zunächst das Stadium I. Das histologische Bild des Magenepithels in der Cardia-, Fundus-, wie in der Pylorusregion beweist die gesteigerte Schleimproduktion beim Fresslachs, welche wir bei der allgemeinen Stadienschilderung bereits makroskopisch festgestellt haben. Auch die Mucikarminfärbung zeigt, dass die langgezogenen Schleimmassen, welche über dem Oberflächenepithel der Faltenscheitel besonders reichlich liegen einen dauernden Schleimzustrom aus den tieferen Lagen der Magengrübchen erhalten. Vergleichen wir mit der Art der Schleimausschüttung beim Fresslachs die Verhältnisse, wie sie das extreme Synchoniestadium darbietet. Die oft noch mächtige Schleimmenge, welche wir beim Stadium IV antrafen, ist durchaus nicht auf die Schleimproduktion der funktionellen Phase zurückzuführen, da es gerade auch für die Schleimzellen des Verdauungstraktus typisch ist, dass sie auch nach dem

Tode des Organismus verhältnismässig lange Zeit das Sekret abscheiden. Es gelang uns aber auch in denjenigen Fällen, wo das Magenlumen nur noch Schleim in Spuren hatte, den ganzen Sekretteil der Zellen gleichmässig zu färben; ein Beweis dafür, dass im Stadium IV nicht nur der Restschleim ausgestossen wird, sodass die Zellen einfach entleert würden, sondern dass der ganze Sekretteil der Zelle im Zustande der funktionellen Tüchtigkeit bleibt. Häufig kann man beobachten, wie feine Schleimkappen dem oberen Zellende aufliegen, welche in Verbindung mit dem Schleim der Sekretbildungsstelle stehen. Auffallend ist, dass die Zellen der Faltenscheitel mit Mucikarmin stärker färben als die die Magengrübchen auskleidenden Zellen. Beim Fresslachs fanden wir die umgekehrten Verhältnisse.

Eigentümlicher als das Verhalten des Oberflächenepithels ist dasjenige der ungranulierten Zellen der Pylorusregion. Dieselben sind zweifellos Zellen von mucoidem Charakter und sehen gestaltlich den Zellen des Oberflächenepithels ausserordentlich ähnlich, indem auch ihr Sekretteil ein stark verbreitertes distales Zellende aufweist. Bei Mucikarminfärbung gelingt es, die Drüsenschläuche der Pylorusregion beim Stadium I bis in die untersten Zellagen hinab deutlich zu färben. Demgegenüber steht die Tatsache, dass beim Stadium IV nur noch die direkt auf das Epithel folgenden Schläuche stärker zu färben sind. Mit der Azanfärbung gelang aber auch beim Laichlachsstadium ein unterschiedsloses Färben aller Drüsenzellen. Im Gegensatz zur Mucikarminfärbung spielte bei Azanfärbung die besondere Lage der Zelle innerhalb der Schicht keine Rolle, sodass wir annehmen müssen, dass eine bestimmte Schleimkomponente in allen Zellen durchgehend vorhanden ist. In der Tat geben mucoide Zellen je nach ihrem Zustand ausserordentlich verschiedene Bilder. Der allmähliche Stadienübergang vom Fresslachs über den Salm zum Laichlachs zeigt sich nicht einfach in einem entsprechenden allmählichen Rückgang der Schleimproduktion, sondern in der typischen Erscheinung einer anfänglich sogar gesteigerten Schleimausstossung. Schnitte durch den fast chymusleeren Darm des Stadium II zeigen, dass aus den Schleimzellen ganze Schwaden von Schleim neu austreten. Unsere Feststellung, dass sowohl Wintersalm als auch früheste Salmstadien der Sommerlachse besonders mächtige Schleimmassen im Darmkanal haben, ist auf

diese rege Zelltätigkeit zurückzuführen. Möglicherweise hat diese „Verschleimung" eine positive Bedeutung für die Entleerung des synchonischen Darms.

Wenn beim frühen Stadium II, wie wir gesehen haben, noch Nahrungsreste im Darm vorhanden sein können, so beweist der vollständig nahrungsfreie Darm des folgenden Stadiums, dass kein momentaner Nahrungsreiz verantwortlich zu machen ist für die neue Mucinbildung. Jedenfalls behält die Magenschleimhaut ihren funktionellen Zustand bei, selbst wenn es sich in gewissem Sinne um einen „Leerlauf" der Schleimerzeugung handeln sollte. Der makroskopische Stadienvergleich ergab für Lachse, welche bereits längere Zeit verlaicht hatten, wieder stärkere Schleimbildung, resp. dessen Ansammlung im Magen und Darm. Die histologische Untersuchung des Stadium V zeigt in diesem Zusammenhange ein interessantes Verhalten. Es fällt auf, dass von den tiefer liegenden Schleimzellen der Pylorusregion aus wieder Schleim in verstärktem Masse gebildet wird. Die Färbung mit Mucikarmin gelang in zwei Fällen fast ebenso gut wie beim Ostseelachs (Fresslachs). Auch die Schleimzellen des Oberflächenepithels, die beim Stadium IV nur noch eine geringe Affinität für den speziellen Schleimfärbestoff besassen, färbten wieder intensiv. Das Stadium zeigt also deutlich die Umkehr zur neuen Phase. Grosse Übereinstimmung mit dem Verhalten der Schleimzellen des Magens zeigen auch die speziellen Strukturen der Schleimbildung in allen Teilen des Darmkanals, deren Darstellung deshalb anschliessend gegeben wird.

b) Die Becherzellen des Darmkanals.

Die im Darm überall in grosser Zahl vorkommenden schleimerzeugenden Becherzellen lassen geringfügige, aber stadientypische Formveränderungen erkennen. Auch die Becherzellen enthalten in allen Stadien Schleim. Ihre Veränderungen sind quantitativer und qualitativer Natur. Zunächst kann zahlenmässig ein Zurücktreten der Becherzellen in den Synchoniestadien festgestellt werden. Während die *Pars appendicularis* und die *Appendices* sowie der Dünndarm bei den verschiedenen Individuen verhältnismässig grosse Schwankungen aufweisen, konnten wir für den Querfaltendarm feststellen, dass die Zahl der Becherzellen mindestens um einen Drittel zurückgehen kann. Dies ist der einzige

Darmabschnitt mit sicher nachweisbar schwindenden Becherzellen. Der auffallende Reichtum von Becherzellen im Querfaltendarm scheint salmonidentypisch zu sein, da wir ihn bei den Seeforellen und Felchen ebenfalls nachweisen konnten. Die zweite Veränderung bei den Becherzellen betrifft ihre Form. Ein grosser Teil der Becherzellen zeigt im Stadium IV das obere Zellende verändert. Der Zellapex läuft nach dem Kutikularsaum zu in einer Spitze zusammen, sodass die äussere Gestalt der Becherzelle an die später zu besprechenden Stäbchendrüsenzellen erinnern, welche ebenfalls im Epithel verstreut liegen. Die obere Abrundung und Zuspitzung der Becherzellen beruht zweifellos auf der relativen Entleerung, resp. dem Ruhezustand der Zelle. Es geht dies deutlich daraus hervor, dass solchen Zellen kaum mehr ein Schleimbelag aufsitzt. Die Formunterschiede der Becherzellen der einzelnen Stadien sind aber ausserordentlich geringfügig. Dass sie nur als graduelle Unterschiede zu werten sind, geht aus der Tatsache hervor, dass die Becherzellen während des ganzen Zyklus Schleimbildner bleiben. Der Ruhezustand der Becherzellen wie der übrigen Schleimzellen liegt im Herabsetzen der Funktion auf ihr Minimum, aber nicht in einer degenerativen Veränderung. Die für den Magen und für die hauptsächlichsten Darmteile ausgeführten Schleimverhältnisse gelten auch für die grossen, massiven Schleimzellen des Oesophagus wie für die kleinen, runden Mucoidzellen, welche in massiger Ansammlung die Schleimhaut der Afterregion auskleiden. Überall, so fassen wir jetzt zusammen, ist während der Synchonie das Phänomen der konstanten Schleimbildung wenn auch mit relativ grossen graduellen Unterschieden zu beobachten.

c) Die Magendrüsen.

Nachdem dieses allgemeinste und typische Verhalten des Oberflächenepithels dargestellt ist, wenden wir uns der Frage des funktionellen Zustandes der Drüsen zu. Vergleichen wir die Schicht der Hauptdrüsenzellen und der Pylorusdrüsenregion von Stadium I unp Stadium IV, so fällt die dichtere Lagerung der einzelnen Drüsen im Synchoniezustand auf. Die gesamte Drüsenschicht hat an Mächtigkeit abgenommen. Die Drüsen sind näher zusammengerückt. Für diese Tatsache sind zwei Prozesse verantwortlich zu machen. Wir können erstens eine Verkleinerung der einzelnen Drüsenzelle feststellen. Die Zellhöhe der Hauptdrüsenzelle beim Fresslachs beträgt

im Mittel 5 bis 6,5 μ, während sie bereits im Stadium III 4—5 μ beträgt und sich im Stadium IV nicht mehr verändert. Brown (1898) behauptet, dass die Drüsenzellen beim „Flusslachs" ein körniges Aussehen erhalten. Diese beim schottischen Lachs gemachte Beobachtung scheint uns äusserst zweifelhaft zu sein und trifft jedenfalls für den Rheinlachs nicht zu. Als einzige anfängliche Zellveränderung stellen wir eine Abnahme des Plasmas fest.

Wir stellen aber neben der allgemeinen Verkleinerung der Zelle auch eine Verkleinerung des Kernes fest, wodurch die Kern-Plasmarelation erhalten bleibt, was wieder für ein normhaftes Verhalten spricht. Für das Stadium I erhielten wir Kernlängen von 4—5 μ, für das Stadium III und IV 3—4 μ. So relativ diese ermittelten Zahlen sind, so können wir doch sagen, dass die untersten Werte des Stadiums I stets über dem untersten Wert der Synchoniestadien liegen.

Die Ausmasse der Zellverkleinerung lassen sich am einfachsten im Epithelium der *Appendices intestinales* nachweisen.

Wir fanden für den Fresslachs durchschnittliche Zellhöhen von 15—20 μ, für das Salmstadium 12—14 μ. Dieselben Werte gelten ebenfalls für den Laichlachs. Die Grössenreduktion, bzw. Längenreduktion der Zelle wird also im Maximum bereits auf dem Salmstadium erreicht.

Als relativ unwesentlich erweist sich die Sekretverteilung. Die einzelne Hauptdrüsenzelle ist beim Fresslachs mit Sekretkörnern stark angefüllt und nach dem Lumen des Drüsenschlauchs ausgeweitet. Das Lumen selbst ist stets gut sichtbar und niemals unbestimmt verwischt, wie Brown dies beim schottischen Lachs beobachtet haben will. Das Drüsensekret ist, wie wir nachweisen konnten, ebenfalls in sämtlichen untersuchten Stadien reichlich vorhanden. Mit der Azanfärbung gelingt der Sekretnachweis der späteren Synchoniestadien nicht mehr so leicht wie beim Stadium I. Hingegen gelingt der Nachweis ausnehmend gut nach der Fixierung mit dem Champy-Gemisch und der Osmierungsmethode nach Kopsch-Kolatscheff, bei welcher die Sekretgranula als gelblich durchscheinende Körner sichtbar werden. Auch in Hinsicht des massigen oder verminderten Vorkommens der Sekretgranula besteht zwischen den Extremstadien nur ein gradueller Unterschied.

Die Verteilung des Chromatins kennzeichnet sowohl die Kerne der Drüsenzellen wie die Kerne der Epithelzellen zu allen Zeit-

punkten gleichartig. Ein Chromatinschwund kann nicht beobachtet werden.

Ein weiterer, ebenfalls für alle Stadien unverändert geltender Tatbestand betrifft die Verteilung der Leukozyten, welche im Magen-, Darm- und Gallenblasenepithel regelmässig vorhanden sind und meist zwischen zwei Epithelzellen in der Nähe der Zellbasis liegen. Ihr auffallend reichliches Vorkommen und ihr vor allem unverändertes Verhalten muss besonders hervorgehoben werden, nachdem man lange Zeit geglaubt hat, dass diese Zellen während der Epithelveränderung einen Schutz gegen die Tätigkeit der Bakterien im synchonischen Darm bilden.

Der Vollständigkeit halber erwähnen wir noch den gelungenen Nachweis einer weiteren Zellform, welche im Epithel regelmässig vorkommt, mit unserem Problem zwar in keinem Zusammenhange steht, aber von allgemeinem Interesse sein dürfte. Es handelt sich um die Zellkategorie, die M. Plehn bei der Forelle nachgewiesen hat. Wir konnten diese beim Lachs, den Felchen und sämtlichen untersuchten *Salmo trutta*-Arten als salmonidentypisches Merkmal feststellen. Es handelt sich um isoliert stehende Drüsenzellen, welche knospenartig zugespitzt unter dem Kutikularsaum endigen und sich im ganzen Mitteldarmepithelium in zufälliger Verteilung finden. Nach dem Darmlumen zu kann man öfters ein aus der Zelle ausgetretenes Sekrettröpfchen erkennen.

Dieser isoliert stehende Zelltyp findet sich auch im Epithel der Gallenblase und ist also nicht auf den Darm im engeren Sinne beschränkt. Über die Bedeutung dieser Zellen war nichts näheres zu ermitteln. Wir konnten nur feststellen, dass auch sie kein stadienverschiedenes Verhalten aufweisen. Färberisch sind sie ausserordentlich schwierig darzustellen, da mit Ausnahme ihres sehr stark färbenden Kernes weder das Cytoplasma noch irgend ein Zellinhalt färbbar ist.

Einzig zu Lichtgrün scheint die Zellbasis eine schwache Affinität zu besitzen. Nach sämtlichen von uns angewandten Fixierungen war der Zellinhalt nur durch Lichtbrechungsverhältnisse einigermassen zu verfolgen. Er scheint aus kristalloiden, nadelartigen Gebilden zu bestehen, welche in der Regel vom basal liegenden Kern an durch die ganze Zelle hindurch laufen, um unmittelbar vor dem Zellapex zu endigen. Die farblosen Gebilde können 2 bis 3,5 μ messen und sind zweifellos länger als die von

PLEHN bei der Forelle vermittelten kurzen « Stäbchen ». Ferner haben wir auch bei Bach- und Seeforellen Zellbilder gefunden, die stärker an den Lachs erinnerten als die von PLEHN gezeichneten « Stäbchendrüsenzellen ».

Überblicken wir nochmals zusammenfassend die auffällig unveränderten Strukturen des Epithels des Magen-Darmkanals und der Magendrüsen, so ergibt sich folgendes Bild:

Unverändert bleibt die Fähigkeit der Schleimproduktion in den Magenepithelzellen. Ebenfalls der Kerntypus sämtlicher Zellen. Unverändert die Leukokytenverteilung wie auch die Chromatinverteilung. Die funktionellen Verschiedenheiten bei den schleimproduzierenden Becherzellen sind nur gradueller Natur. Dasselbe gilt für Verkleinerung der Drüsenzellen.

Aus allem Bisherigen sehen wir, dass die Veränderungen der innersten Darmschicht ausserordentlich gering sind und dass die Untersuchungen über das Epithelverhalten zu einem völlig anderen Ergebnis geführt haben, als man zunächst erwartet hat. Wir werden in einem späteren Kapitel ausführen, dass dieses für die übliche Fragestellung negative Resultat eine positive Bedeutung erhalten hat. Bevor wir aber aus den geschilderten Tatsachen Schlussfolgerungen ziehen dürfen, möchten wir im folgenden diejenigen Verhältnisse betrachten, welche mit dem „Schrumpfungsprozess" zusammenhängen und welche in erster Linie die Kontraktion der Magen- und der Darmwand betreffen. Die von früheren Forschern hervorgehobenen wichtigen Unterschiede zwischen dem Verdauungskanal von Fresslachs und Laichlachs beruhen im wesentlichen auf den quantitativen Veränderungen der Darmschichten, mit anderen Worten, auf dem funktionellen Spielraum, den die Struktur, d. h. die Architektur der Darmwand, für Kontraktion und Dilatation gewährt.

In neuerer Zeit haben verschiedene Anatomen, so vor allem GOERTLER (1935) die Frage der Darmwandfunktion aufgegriffen, um ihr Strukturgefüge unter einem ganzheitlichen Gesichtspunkte zu analysieren. Ein Darm, bei dem wie beim Lachs extreme Leistungsgegensätze die Norm sind, ist für eine derartige Untersuchung besonders geeignet. Es handelt sich jetzt darum zu untersuchen, in wiefern dieselben strukturell verankert sind.

Der Schichtenaufbau des Salmonidendarmes ist in den groben Zügen hinlänglich bekannt, sodass wir uns auf ergänzende Mitteilungen beschränken können. Hingegen ist der besondere Charakter der Korrelation der einzelnen Schichten niemals gewürdigt worden, wenn sich auch eine Anzahl von Forschern mit einer speziellen bindegewebigen Modifikation, dem sogenannten „*Stratum compactum*“ (Oppel) befasst hat.

d) Gesamtstruktur und Schrumpfung des Darmes.

Die Schicht des „Stratum compactum“ verdient in der Tat unsere besondere Ausmerksamkeit. Sie ist bei allen Salmoniden deutlich ausgebildet, beim Lachs am auffallendsten entwickelt und, wie wir sehen werden, für die Gesamtstruktur des Darmes die eigentliche Grundlage, weshalb wir sie hier ins Zentrum der Betrachtung rücken müssen. Während sie bei sämtlichen von uns ebenfalls untersuchten *Salmo trutta*-Arten als einfaches, gleichmässig verlaufendes Band in der Submocosa liegt und wenige faserige Ausläufer ins unter und über ihr liegende Retikulum entsendet, ist dieselbe Bildung beim Lachs ausserordentlich faserig verzweigt und überdies kompliziert gebaut.

Die Schicht wurde bekanntlich von Oppel in speziell struktureller Hinsicht als kompakte Schicht bezeichnet. Sie trägt jedoch den Namen „Stratum compactum“ nicht ganz zu Recht, da es uns gelungen ist, mit der Färbungsmethode nach Food, wie mit der Wolkonsky-Färbung, eine feine Faserstruktur der ganzen Bildung nachzuweisen (siehe Abb. 21).

Typisch für diese reticuläre Schicht ist die ausserordentliche Armut an Kernen, hingegen nicht die Strukturlosigkeit, wie Oppel und später Greene angenommen haben. Die Abbildung macht mit den hauptsächlichsten morphologischen Eigentümlichkeiten dieser Bildung bekannt. Zunächst noch einige Angaben über die chemische Natur dieser Schicht. Arcangelis hat (1923) geglaubt, die elastische Natur der Fasern des „Stratum compactum“ mit der Orcein-Methode nachgewiesen zu haben. Neuerdings hat nun Plenk im Handbuch für mikroskopische Anatomie die kollagene Fasersubstanz bei Forellen ausser Zweifel gestellt. Wir selber haben mit einer Anzahl sich vorteilhaft ergänzenden Methoden beim Lachs, der Bach- und Seeforelle wie auch bei Felchen

den kollagenen Charakter dieser Bindegewebsfasern nachgewiesen (siehe Abschnitt Technik, ferner R. Baecker 1940).

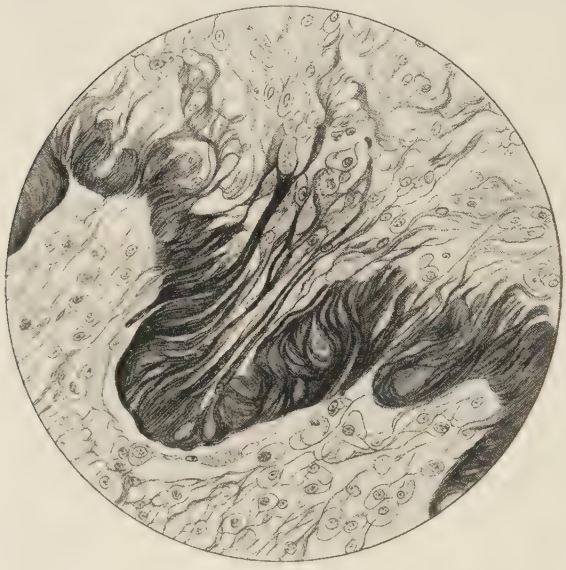

Abb. 21.
Struktur des „Stratum compactum" = Stratum fibrosum. Die parallel verlaufenden, kollagenen Fibrillen zeigen bündelweise eine verschiedene Anordnung.

Die Schicht selbst besteht im Mitteldarm aus einem Hauptkörper und aus zwei stark durchbrochenen Lamellen, welche direkt der Muscularis und der Tunica propria anliegen nebst einem System von faserigen Ausläufern, welches mit dem übrigen Retikulum verflochten ist. Die Verankerung dieses verdichteten Bindegewebes einerseits im lockeren Netzwerk des Faltenstromas und anderseits innerhalb des stark ausgebildeten, bindegewebigen Gerüstes der Muscularis und Serosa ist ein Beweis dafür, dass der ganze Bindegewebskörper der Darmwand in dieser Schicht sein zentrales Lager besitzt (vergl. Abb. 22).

Interessant ist in dieser Hinsicht ein Vergleich zwischen Magen und Darm. Die Schicht durchzieht ebenfalls die ganze Magenwand in relativ dünner Ausbildung wie bei den Forellendärmen. Da aber eine starke und bindegewebig durchzogene Muscularis mucosae im Magen vorhanden ist, kommt ihr innerhalb der Magenwand eine weniger dominierende Bedeutung zu.

Bekanntlich sind die kollagenen Fasern an und für sich nur wenig dehnbar, eigentlich undehnbar, sodass die enorme Dehnung bezw. Zusammenziehung der ganzen Schicht einzig durch die spezielle Anordnung der Fibrillen erreicht werden kann. Für die Herstellung von einwandfreien Darmschnitten erweist sich diese Schicht nicht

sonderlich geeignet. Selbst in den Fällen, wo sämtliche Darmschichten in lückenlosem Zusammenhang stehen, wo also auch das retikuläre Bindegewebe im vollständigen Zusammenhang mit unserem verdichteten Bindegewebskörper geblieben ist, lässt sich das wellige Band des „Stratum compactum" nicht ohne weiteres gleichmässig ausdehnen. Diese Tatsache ist aufschlussreich für das Verhalten dieser Schicht im allgemeinen. Wir konnten nämlich feststellen, dass diese Wellung auf bindegewebiges Überschussmaterial zurückzuführen ist (Abb. 23). Selbst im Stadium I, also zu einem Zeitpunkt, wo die Darmwand und die strukturell identischen Appendices oft maximal ausgedehnt sind, verläuft der Hauptkörper dieser Schicht niemals vollständig gestreckt. Der typisch wellige Verlauf kann auf sehr leichte Weise künstlich gesteigert werden durch Fixierungsmittel, welche starke Schrumpfungserscheinungen befördern. Mit dem CHAMPY'schen Gemisch kann das sonst stark gedehnte Bindegewebsband des Fresslachses zur starken welligen Stauchung gezwungen werden, wie dies für die Synchoniestadien typisch ist. Wir sehen aus diesem Versuch, dass die spezielle Struktur eine mechanisch gesetzmässige Kontraktion der Darmwand ermöglicht.

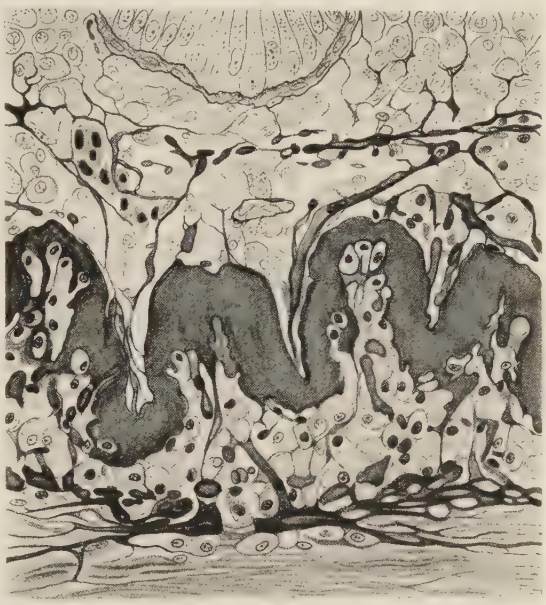

ABB. 22.

Querschnitt durch eine Appendix des Salms. Die Abbildung zeigt die Verankerungsfasern des Retinaculums und die Verteilung der Körnerzellen.

Auf breitester vergleichend histologischer Grundlage hat R. BAECKER (1939), wie wir eben erst zur Zeit der Drucklegung dieser Arbeit zur Kenntnis nehmen können, die in Frage stehende

Grenzschicht analysiert und in struktureller Hinsicht als „*stratum fibrosum*“ neu definiert. Von einer generell gültigen funktionellen Deutung hat Baecker absehen müssen. Der Autor neigt aber zur Auffassung — die wir hier grundsätzlich teilen — dass die funktionelle Bedeutung dieser Struktur in einer Sicherung gegen zu grosse Dehnung oder sonstige mechanische Beanspruchung des Organs (Schutzfunktion) zu sehen sei. Die Schicht verbindet, wie

Abb. 23.

Querschnitt durch die Laichlachsdivertikel. Das gewellte Band des Retinaculums mit der typischen Verteilung seines Überschussmaterials während der extremen Schrumpfungsphase.

wir gezeigt haben, die Mucosa mit der Muscularis und Serosa und stellt also nicht bloss eine verstärkte Basis der Propria dar. Wir schlagen deshalb vor, in Zukunft diesen funktionellen Sachverhalt mit in die Bezeichnung aufzunehmen. Die früher verwendeten Begriffe „Stratum elasticum“, „Stratum compactum“, sind als unzulänglich aufzugeben, da sie — wie auch Baecker nachweist — nicht einmal den vorliegenden strukturellen wirklichen Verhältnissen entsprechen. Der neue Begriff von Baecker „Stratum fibrosum“ ist für die Fälle anzuwenden, bei denen auf eine funktionelle Deutung verzichtet werden muss.

Die bandartige Schicht lässt sich beim Lachs in ihren bindegewebigen Ausläufern bis in die Ringmuskulatur und Serosa einerseits und bis zum Epithel andererseits verfolgen. Sie bildet, da sie in der Muscularis verankert ist, ein eigentliches „Halteband" der Schleimhaut, das mit „Retinaculum mucosae" vorteilhaft zu bezeichnen ist.

Die Untersuchung des Retinaculum mucosae auf seine funktionelle Bedeutung kann beim Lachs besonders gut durchgeführt werden, da der aktive und passive Darmzustand in dieser Korrelationsstruktur deutlich sichtbar wird. Während des Schrumpfungsprozesses der Darmwand ist die Struktur dieses Bindegewebekörpers von uns am klarsten erfasst worden. Wir versuchen deshalb, ihre Bedeutung für den Synchoniezustand darzustellen.

Die Schicht setzt der stark kontrahierten Muscularis, dadurch dass sie diese zunächst in einer dünnen Lage nach der Submucosa hin abschliesst, einen gewissen Widerstand entgegen, der durch den nach innen sehr bald folgenden Hauptkörper des eigentlichen Retinaculums verstärkt wird. Dieser Sachverhalt ist ohne weiteres aus der Tatsache der regelmässig eingezogenen Falten des Retinaculums und vor allem auch durch die Beibehaltung eines restlichen Darmlumens zu ersehen. Das Lumen schwindet selbst in den maximal kontrahierten Divertikeln nie vollständig, sodass die Epithelien nicht einfach miteinander verkleben, wie dies für den synchonischen Aaldarm, dem ein Retinaculum fehlt, von Schnakenbeck (1934) beschrieben worden ist. Das Kontraktionsbild der Darmwand ist weitgehend durch die regelmässige Wellung des Retinaculums zu kennzeichnen. Tunica propria und Submucosa können sich nicht einfach ineinander schieben, sondern werden in im Querschnitt konzentrischer Verschiebung des Retinaculums in regelmässiger Anordnung zusammengerückt. Die Korrelationsarbeit des Retinaculum mucosae kann aber noch weiter im einzelnen nachgewiesen werden.

Der sogenannte Schrumpfungszustand des Stadiums IV ist verglichen mit demjenigen des Stadiums III nicht mehr auffallend gesteigert, d. h. die wellige Ineinanderraffung des Retinaculums wird nicht unbegrenzt fortgesetzt, sondern erreicht bald denjenigen Stabilitätszustand, von dem aus die spätere Dilatation wieder vollzogen wird. Die Kontraktion des Retinaculums erfolgt auffallend gesetzmässig, indem die Schicht einen Mäanderverlauf

zeigt, und zwar so, dass die alternierenden „Wellenberge“ und „Wellentäler“ selber wieder unter sich leicht gefaltet sind. Das ganze Band wird durch diese sekundären kleineren Wellungen ausserordentlich zusammengezogen, ohne aber ganz zusammengepresst zu werden. Dieser komplizierte Schrumpfungstyp wird überdies unterstützt durch die Anordnung der kollagenen Fibrillen, die, wie die Abbildung 24 zeigt, nur teilweise parallel verlaufen. In der Regel kreuzen sie in verschiedenen Richtungen und sind selbst in welliger Anordnung im Retinaculum verteilt.

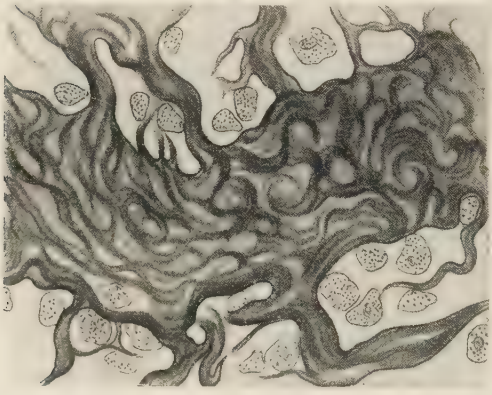

Abb. 24.
Schnitt durch eine Retinaculumpartie mit wellig und spiralig verlaufenden kollagenen Fibrillen.

Die folgende halbschematische Abbildung 25 zeigt noch eine weitere Tatsache, die den Korrelationscharakter unserer Schicht verdeutlicht. Wir haben bereits darauf hingewiesen, dass das Retinaculum selbst in sich gegliedert ist. Die Abbildung zeigt deutlich, dass zwei dem massigen Hauptkörper der Schicht vergleichbare und ihm ähnliche Bindegewebsverdichtungen ausgebildet sind. Das gegen die Tunica propria liegende Schichtniveau wie auch das an die Muscularis heranreichende Niveau des Retinaculums sind in ihrer Mächtigkeit ausserordentlichen Schwankungen unterworfen. Immer aber, selbst wenn sie kaum mehr als zusammenhängendes Niveau auftreten, kann in diesen Stellen konsolidiertes Bindegewebe beobachtet werden. Von besonderem Interesse ist hier der Vergleich mit dem Querfaltendarm und mit der Bildungsform des Retinaculums innerhalb der Wand des Darmendes. Die Schicht hat dort nicht nur neben dem Hauptkörper schwächere „Nebenbänder“ ausgebildet, sondern sie ist in mehrere, fast gleichmässige Lamellen von dichter Anordnung aufgespalten. Der in diesem Darmabschnitt vorkommende Typus des Retinaculums erinnert an die entsprechende Schicht, wie sie bei *Barbus plebeius* durch Arcangelis beschrieben worden ist.

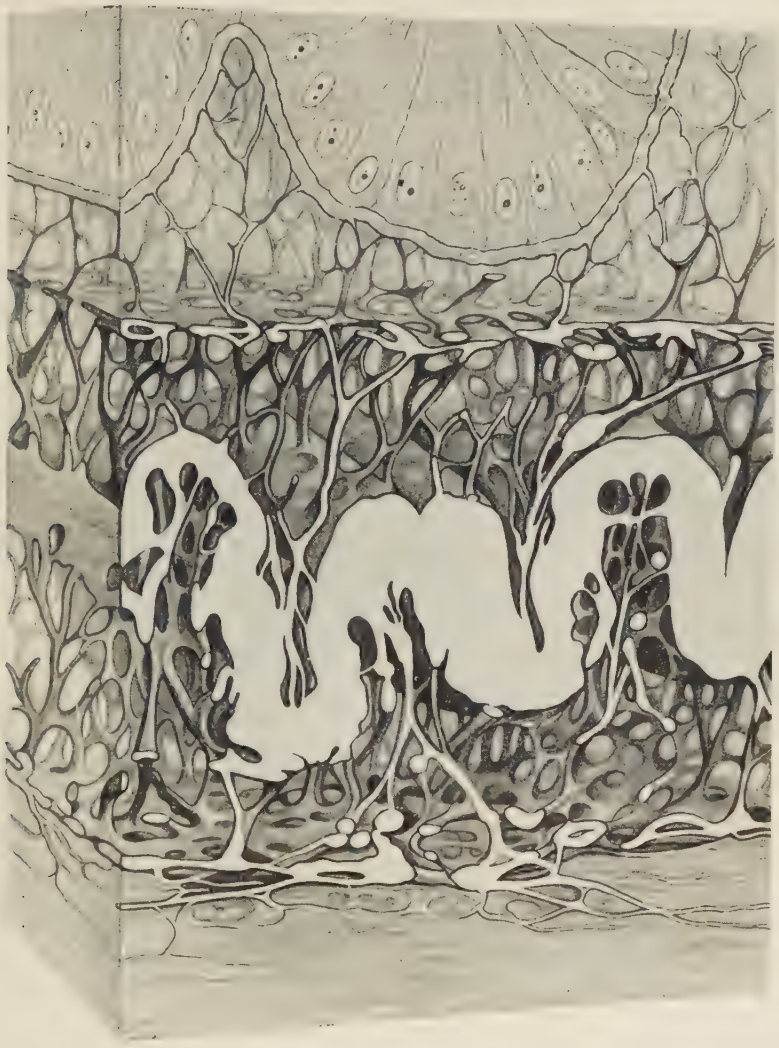

Abb. 25.

Blockdiagramm des Retinaculum mucosae. Über und unter dem eigentlichen Retinaculum sind die zwei Verdichtungs- und Verankerungsniveaux zu erkennen. Subepithelial ist das feine Bindegeweberetinaculum typisch und supramuskulär die enge Verflechtung von Retinaculumniveau und Ringmuskulatur zu sehen.

(Neuere Beispiele siehe Baecker). Die Neigung des Retinaculums, in parallel verlaufende Lamellen aufzuspalten, spricht für den Grundcharakter dieser Bildung, nämlich innerhalb des einfachen

Retinaculums verschiedene Verdichtungsniveaus herauszubilden. Auffallend ist der mannigfaltige Wechsel des Schichtcharakters je nach der besonderen Region des Magendarmkanals beim Lachs (vergl. Abb. 26 und 27).

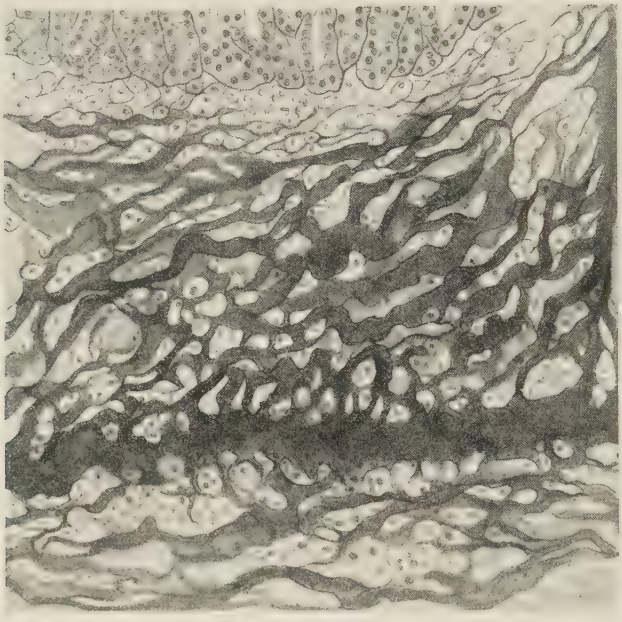

Abb. 26.

Querschnitt durch den Magen. Die stark entfaltete Magenschleimhaut, wie auch die durch die Querfalten ausgezeichnete Schleimhaut des Darmes erfordern eine Verstärkung der Tunica propria und der Submucosa. Das Retinaculum mucosae zeigt an solchen Stellen Aufspaltung in mehr oder weniger parallel verlaufende Lamellen.

Sehr deutlich zeigt sich der Zusammenhang von Struktur und Funktion im Querfaltenteil des Mitteldarmes, dessen Darmwand eine besondere bindegewebige Verstärkung enthält. Gegenüber der Pars appendicularis und dem Dünndarm ist der letzte grössere Darmabschnitt durch 9—12 mächtige Querfalten, welche zum Teil besonders in der mittleren Region dieses Darmabschnittes Anastomosen bilden, ausgezeichnet. Diese Querfalten verlangen, um den besonderen Anforderungen des Darmendes entsprechen zu können, eine massivere bindegewebige Grundlage, d. h. ein verstärkteres

und solideres Bindegewebegerüst. Wir haben bereits festgestellt, dass sich zwischen den einzelnen Fächern der Querfalten auf den früheren Stadien andauernd grosse Kotmengen befinden und dass ferner gerade dieser Querfaltendarm von allen Darmabschnitten am längsten seinen Ausdehnungszustand beibehält. Während nun in den Querfalten der freien Darmregionen das Retinaculum in die mittlere Hauptlamelle und die beiden nach dem Epithel und der Muscularis hinziehenden Nebenlamellen gegliedert ist, so ist das Retinaculum des Querfaltendarms auffallend verändert. Über der Hauptlamelle, dem Retinaculum im engeren Sinne, also zwischen ihrer Ausbildung und dem Epithel, liegen nun 2—3 oft gleichwertige Nebenlamellen, die stark an die „mehrschichtigen Stratumbildungen" erinnern, wie sie bei Hechten beschrieben worden sind. Die grossen, von Muskulatur freien Querfalten, welche äusserst stabile Strukturen darstellen, erheben sich auf einer submukösen Grundlage von besonders konsolidiertem Bindegewebe. Verglichen mit dem übrigen Darm, ist das Retinaculum des Querfaltendarms verstärkt, d. h. versteift entsprechend der besonderen Leistung des „Kotdarmes". Auch innerhalb der Magenwand sehen wir eine entsprechende lokale Umkonstruktion des Retinaculums. Dasselbe ist dort fast vollständig auf die Mittellamelle beschränkt, da in dieser Region eine Muscularis mucosae ausgebildet ist von hohem Korrelationswert zwischen Muskulatur und Mucosa, wodurch eine weitere Gliederung des Retinaculums überflüssig wird.

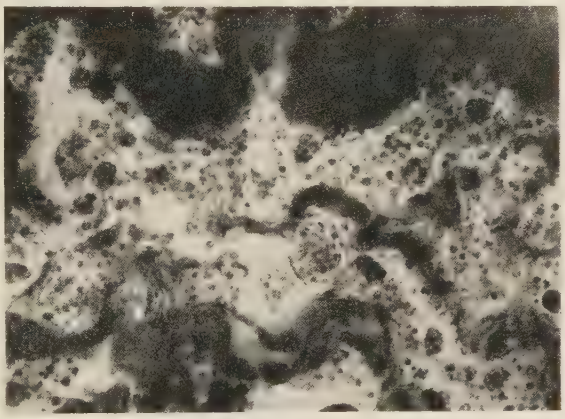

Abb. 27.

Mikrophotographische Aufnahme eines Querschnittes des Darmendes mit für diese Region typischer Gliederung des Retinaculums.

Die Verdickung des Retinaculum mucosae während der Synchoniestadien hat folgenden zahlenmässigen Ausdruck gefunden: die

Schicht welche in den Appendices des Statiums I in mittlerer Breite 11—12,5 μ misst, erhält auf Stadium III und IV 13—14,5 μ. Auch hier kann der äusserste Grenzwert des Verhaltens der Darmwand bereits auf dem Salmstadium erreicht werden. Ein Beweis dafür, dass die Darmwand eine gewisse Kontraktionsgrenze, die vor dem Endzustand der Laichlachs-Synchonie erreicht wird, beibehält.

Besonders instruktiv ist für die Einsicht in den Zusammenhang von Struktur und Leistung der Vergleich von Gallenblase und Darm. Die Wand der Gallenblase stimmt in Hinsicht der Mannigfaltigkeit der Strukturelemente mit der Darmwand überein, nicht aber in der Art der Verteilung und Ausbildung der entsprechenden Strukturen selbst, sodass ein Vergleich zwischen beiden Organen aufschlussreich ist für die Bedeutung unserer bindegewebigen Modifikation, da in der Gallenblasenwand kein Retinaculum ausgebildet ist.

Es zeigt sich nun auch, dass in ihr typische Unregelmässigkeiten im Kontraktionsablauf auftreten, die nur zum Teil mit der speziellen Form der Blase erklärt werden können. Die Mucosa der Gallenblase ist mit der Muscularis durch einen unregelmässigen Bindegewebskörper verbunden. Da die Gallenblasenmuskulatur selbst nicht in regelmässige Muskellagen von rings und längs verlaufenden Fasern gegliedert ist, sondern aus einer locker angeordneten Muskulatur besteht, welche von bindegewebigen Strängen durchzogen ist, so ist auch ihre Kontraktion eine unregelmässige. Das kollagene Bindegewebe dieser Fibromuscularis macht den Eindruck eines vollkommen aufgelösten und diffus verteilten „Retinaculums". Die Wand der Gallenblase ist somit fast gar nicht in deutliche Schichten geordnet, da Muskulatur und Bindegewebe in der Mitte der Blasenwandung vollständig verflochten sind. Die Kontraktion der Muskulatur zieht deshalb auch den Bindegewebskörper direkt in Mitleidenschaft, ohne dass feinere Übergänge und Korrelationen dieser Strukturen stattfinden. Dies zeigt sich deutlich daran, dass die Epithelfalten zufällig und unregelmässig sind. Wir kommen in einem Spezialkapitel nochmals auf die besonderen Verhältnisse der Gallenblase zu sprechen, wenn der Schrumpfungsprozess der Gallenblase im Stadienzusammenhange dargestellt wird. Hier kommt es uns nur auf den Vergleich von Darmwand und Gallenblasenwand an.

Die Schrumpfung der Darmwand erweist sich als ein Prozess von feinster Korreliertheit der einzelnen Schichten. Der komplizierte Bau des bindegewebigen Gerüstes der Darmwand gestattet eine gesetzmässige Schrumpfung. Die Muskulatur, welche, wie unsere Messungen ergeben haben, einen beträchtlichen Anteil an der Kontraktion der ganzen Darmwand hat, wirkt über das Bindegewebe hinweg im besonders feiner Abgestimmtheit. Wir heben nochmals hervor, dass die Darmwand als Ganzes betrachtet werden muss. Es hat sich gezeigt, dass das Bindegewebe auch ausserhalb der Muscularis, in der eigentlichen Subserosa die Neigung zu ähnlichen Verdichtungen hat, wie wir sie vor allem in der Submucosa kennen gelernt haben. Auch diese äusserste Bindegewebseinrichtung steht mittels starker strangartiger Ausläufer mit dem inneren Muscularisniveau des Retinaculums in Verbindung.

Das Retinaculum mucosae ist letzten Endes, wie wir sehen, keine isolierte Struktur innerhalb der Darmwand, sondern stellt das Zentrum des gesamten Bindegewebssystems dar. Diese Einrichtung gewährt dem Darmkanal die Möglichkeit, auch bei andauernder maximaler Kontraktion während der Synchonie einen Zustand beizubehalten, von dem aus der Fresszustand unschwer und auf direkte Weise wieder erlangt werden kann. Wir wollen selbstverständlich nicht behaupten, dass in dieser Einrichtung die einzige Voraussetzung für das Synchonieverhalten des Darmkanals liege; doch darf nochmals hervorgehoben werden, dass das Retinaculum mucosae mithilft, eine Normalversteifung der Darmwand zu garantieren.

e) Die Darmmuskulatur.

Die besondere Struktur des Bindegewebskörpers beim Lachs rechtfertigte die ausführliche Behandlung dieser Schicht und in gewissem Sinne deren Bevorzugung vor der Tunica muscularis, obwohl ja diese selbstverständlich durch starke Kontraktion den Schrumpfungszustand der Darmwand entscheidend bestimmt. Die Beobachtungen E. Jacobshagen's, die er auch neuerdings (1937) wieder betont hat, dass nämlich durch Anpassung an die verschieden tonisierte Längs- und Ringsmuskulatur des Darmes bei den Fischen die netzartig verbundenen und verstreichbaren Falten der meist dünnen Schleimhaut entstehen, konnten wir öfters bestätigen. Vor allem auch, dass durch starke Kontraktion der

Längsmuskulatur auch die Ringsmuskulatur mit der Schleimhaut gestaucht und emporgefaltet wird. Aber wir legen Wert darauf, hervorzuheben, dass neben der aktiven Einrichtung der Muscularis das Bindegewebe ebenfalls gestaltende Eigenstrukturen enthält und nicht bloss solche der passiven Anpassung.

Wir haben bereits gesehen, dass die Muscularis stark kontrahiert ist, sobald keine äussere Nahrung mehr aufgenommen wird. Das von vielen Forschern erwähnte glasig-hyaline Aussehen der Darmwand beruht nun im wesentlichen auf der Verdichtung der Muskelfaser und ihres bindegewebigen Mediums. Es ist für den Lachsdarm, wie wir bereits erwähnt haben, eigentümlich, dass zwischen Rings- und Längsmuskulatur starke Bindegewebslager ausgebreitet sind, deren Fasern vorwiegend diagonal gekreuzt verlaufen. Die ebenfalls vorhin dargestellte verdichtete Bindegewebsstruktur der Subserosa erhöht den Eindruck der Kompaktheit der äusseren Darmschichten. Da zudem nur wenige Kerne innerhalb der kollagenen Fasern liegen, ist es möglich, von einem gequollenen hyalinen Charakter der Wandung zu sprechen, wie das sowohl von den amerikanischen, wie auch von den schottischen Forschern öfters geschehen ist. Diese Versteifung und Verdichtung der bindegewebigen Einrichtungen und der Muskulatur, neben der Tatsache der vollständigen Kotleere des Darmlumens und der hochgradigen Anämie der ganzen Darmwand sind Schuld, dass dieselbe ein aufgehelltes und glasig-durchscheinendes Aussehen erhalten hat. Möglicherweise erhöht auch die sehr gleichmässige Fettverteilung durch die ganze Darmwand hindurch diesen Eindruck. Die Darmmuskulatur zeigt aber in allen Stadien ein normales Verhalten. Besonders fällt auf, dass die peristaltischen Bewegungen auch im Stadium IV beim frisch getöteten Lachs deutlich zu verfolgen sind. Am stärksten zeigen sie sich am Querfaltendarm. Die nachweisbare Welle beginnt etwa in der Mitte zwischen der Pars appendicularis und den ersten Querfalten. Sie verläuft deutlich sichtbar bis zum Sphinkter der Anusmuskulatur.

f) Die Körnerzellen.

Eine Tatsache, die von allen Lachsforschern besonders hervorgehoben worden ist, betrifft die Wanderzellen innerhalb der Darmwand. Es zeigte sich nämlich, dass sämtliche Stadien der Atlantischen und Pazifischen Lachse besonders in der Gegend des

Retinaculums innerhalb der Submucosa eine starke Anhäufung von Körnerzellen („Mastzellen") enthalten, die von Bolton (1934) als histogene, basophil granulierte Wanderzellen erkannt worden sind. Wir selber konnten für den Rheinlachs den Nachweis erbringen, dass es sich bei diesen Zellen um dieselben Elemente handelt, wie bei den *Oncorrhynchus*-Arten, eine Tatsache, welche für sämtliche von uns untersuchten Salmoniden ebenfalls gilt, so vor allem für Bachforellen, Seeforellen und Felchen. Für unsere spezielle Untersuchung ist eine Feststellung von Wichtigkeit: Wir haben, soweit es möglich war, genauere Schätzungen der Körnerzellen in allen Stadien vorgenommen und konnten feststellen, dass die scheinbare Zunahme dieser Zellen innerhalb einer beschränkten Zone einzig und allein auf die Kontraktion der Darmwand zurückzuführen ist.

Die Zellen selbst sind aber auch nicht auf die Region des Retinaculums im engeren Sinne beschränkt, sodass der Vorschlag von Greene, von einem„ Stratum granulosum" zu sprechen, unpassend ist. Die Körnerzellen liegen innerhalb des ganzen Faltenstromas wie auch innerhalb der Submucosa und finden sich auch überall da, wo bedeutendere Bindegewebszüge die Muskulatur durchziehen. Wenige dieser Zellen konnten wir auch innerhalb der Subserosa feststellen. Hingegen sind sie gar nicht auf den Darm und Magen beschränkt, sondern finden sich, wie wir zeigen konnten, auch innerhalb der Wand der Gallenblase und im Schwimmblasengang. Auch in diesen Partien des Darmtraktus im weitesten Sinne zeigen sie dasselbe Bild. Sowohl die Körnerzellenverteilung wie auch das Strukturbild der Lymphozyten sind nicht geeignet, das Verständnis für das Phänomen der Synchonie irgendwie weiter zu fördern.

g) Die allgemeine Fettverteilung in der Darmwand.

Eine ähnliche Allgemeinerscheinung betrifft auch die Verteilung des Fettes innerhalb der Darmwand. Schon Redeke (1900), van Herverden (1908) und endlich Greene (1912) haben im Oberflächenepithel des Magen-Darmkanals das Auftreten von Fettröpfchen nachgewiesen.

Dawes hat nun 1930 bei *Pleuronectes platessa* eine weit üppigere Verteilung des Fettes nachweisen können, indem er sowohl

im Oberflächenepithel selbst, wie auch in den Halszellen und Hauptdrüsenzellen feinere und grössere Fettröpfchen beobachten konnte. Dasselbe Phänomen hat Brown beim schottischen Lachs erwähnt.

Unsere Fettfärbung mit Sudan III wie auch die durchgeführten Osmierungen beweisen, dass nicht nur das Epithel des Magens und des Darms, sondern auch die übrigen Schichten der Darmwand feinste Fettröpfchen-Infiltrationen enthalten. Besonders reichlich findet sich das Fett innerhalb der Tunica propria in der Nähe des Retinaculums und ferner im subepithelialen Bindegewebe der Falten. Hier liegen relativ regelmässig zerstreute, kleinere und grössere Fettzellen. Dieselben befinden sich aber auch direkt innerhalb der Muscularis. Das Retinaculum wird nur an denjenigen Stellen, wo es sehr verdünnt ist, von feinen Fettröpfchenreihen durchzogen. Es bildet also keineswegs eine unüberwindliche Schranke für das Fett, was übrigens auch, wie wir hier nachholen, gleicherweise für die Körnerzellen gilt. Die überaus feinen Fetttröpfchen, welche in den Epithelzellen liegen, erschweren oft die Beurteilung der Verteilung von Fettzellen, Mitochondrien und Golgisubstanz. Interessanterweise infiltriert das Fett in feinster Verteilung auch die Muskulatur und liegt dort den Muskelfibrillen direkt an. Auch diese letztere Tatsache gilt sowohl für das Stadium I wie für sämtliche Synchoniestadien. Bei Fixierung mit dem Champy'schen Gemisch und bei nur viertägiger Osmierung nach Kopsch-Kolatscheff, also nach einer Osmiumeinwirkung, bei der der Golgikörper noch nicht dargestellt wird, finden wir bereits regelmässig einige Granula der Körnerzellen selbst geschwärzt. Ein Beweis dafür, dass auch bei den Granula der histogenen Mastzellen Lipoide vorhanden sind.

Der genaue Transport des Fettes konnte nicht verfolgt werden. Für unseren Stadienvergleich ist zunächst nur die eine Tatsache wichtig, dass beim Stadium I innerhalb des Zytoplasmas der Epithelzellen reiche Fettröpfchenansammlungen vorhanden sind, während beim Stadium III und vor allem beim Stadium IV im Epithel nur noch wenige Fettröpfchen nachweisbar sind. Hingegen konnten wir für das Bindegewebe und die übrigen Darmschichten keinen bemerkenswerten Unterschied der Fettverteilung feststellen. Ein Vergleich mit den Verhältnissen der Felchen und Forellen zeigte, dass wir es hier mit einem salmonidentypischen Verhalten

zu tun haben. Möglicherweise handelt es sich hier sogar um ein gruppentypisches Verhalten, das für alle diejenigen Formen gilt, welche eine starke Fettnahrung aufnehmen. Weiter gelang uns der Nachweis, dass auch die Gallenblase in ihrer gesamten Wandung von Fettröpfchen infiltiert ist. Die Beteiligung der Gallenblase an der Fettablagerung ist von besonderem Interesse, weil ja das Fett in diesem Organ nicht auf dem direkten Nahrungswege eindringt. Die Tatsache dieses Fettvorkommens beweist wiederum die enge strukturelle und funktionelle Zusammengehörigkeit von Gallenblase und Darm.

h) Besondere Epithelveränderungen.

Das Kapitel des histologischen Bildes des Darmkanals während des Phasenwechsels kann nun noch abschliessend durch einige wenige Angaben über Veränderungen pathogener Art ergänzt werden. Diese liegen aber sämtliche ausserhalb der Norm, sodass ihnen nur ein rein akzidenteller Charakter zukommt.

In vier Fällen haben wir sowohl bei weiblichen wie bei männlichen Laichlachsen stark gerötete Afterregionen angetroffen. Die Abbildung 28 zeigt den Fall eines männlichen Lachses. Wir sehen einen Längsschnitt durch die Afterregion und können feststellen, dass das Epithel streckenweise fehlt. Die Abscheuerung der Zellen steht hier zweifellos im Zusammenhang mit der maximalen Konsolidierung der Bindegewebslamellen (Retinaculum-Schichtung), welche bis zur Basalmembran heranreichen und das darüberliegende Epithel am Ausweichen oder an einer regelmässigen Faltung verhindert. Es ist sehr wohl möglich, dass die Versteifung der festgewachsenen und an sich nur wenig beweglichen Afterzone solche Epitheldefekte begünstigt. Auch Scheuring und Gaschott berichten in ihrer kurzen Mitteilung, über das Verhalten des Darms beim laichenden Rheinlachs, von einem ähnlichen Fall. Auch bei diesem Exemplar war das Epithel des äussersten „Enddarms" (präanales Darmende !) teilweise abgeschiefert. Die Epitheldefekte waren bei allen Exemplaren nur auf streng umschriebene Stellen beschränkt und in der Umgebung der „degenerativen" Zone fand sich nie eine Entzündung. Die etwas verallgemeinerte Behauptung Scheuring's, fast jeder Darm zeige an verschiedenen Stellen eng umschriebene Gewebsnekrosen, kann in diesem Umfange jedenfalls nicht aufrecht gehalten werden. Wir fanden bei unserem reichen

Material nur höchst selten solche Veränderungen und verweisen auf deren Besprechung im Kapitel über die bisherigen Auffassungen des Darmverhaltens.

Hingegen zeigten sich in drei Fällen, bei zwei weiblichen und einem männlichen Laichlachs am präanalen Darmende 1—2,5 cm lange und 0,5 cm breite ovale Schleimhautpolster, welche 0,3—0,5 cm hoch über das sonst in dieser Region glatt verstreichende Relief der Mucosa hinausragten (siehe Abb. 29).

Ein Schnitt durch diese Bildung zeigt eine enorme Wucherung des Epithels, welche aber aus völlig normalen Zellen besteht. Neben den Epithelzellen waren hier auch Becherzellen vertreten, und zwar in der Häufigkeit, wie sie dieser Region auch normalerweise zukommt. Die Epithelwucherungen erinnerten an verwandte Bildungen bei der Gallenblase, die später besprochen werden und ebenfalls durchaus normale Neubildungen darstellen.

2. *Die Wandlungen des Golgikörpers.*

Da der Golgi-Körper in gewissen Sekretionsstadien der Epithelzellen der Magenschleimhaut in typischer Weise auftritt, war es anzunehmen, dass die betreffende Bildung beim Lachs Aufschluss bringen könnte über den eigentlichen funktionellen Zustand des Verdauungskanals. Zudem setzen uns ja der extreme Phasenwechsel und die Stadienfolge in die Lage, einen möglichen aktiven von einem entsprechend passiven Zustand des Golgi-Körpers und des Golgi-Feldes besser zu unterscheiden. Die Resultate, welche häufig bei experimentellen Hungertieren gewonnen worden sind, dürfen vielleicht nicht restlos für den typischen Gestaltwandel des Golgikörpers während eines völlig normalen Lebensprozesses genommen werden. So stellt denn der Lachs ein einzigartiges Material dar zur Entscheidung des natürlichen Golgikörperverhaltens in räumlicher und in zeitlicher Hinsicht. Der folgende dieser Frage gewidmete Abschnitt beschränkt sich in der Hauptsache auf die gestaltliche Beschreibung des Golgikörpers selbst und berührt die Frage der Sekretbildung, welche begreiflicherweise die meisten Spezialisten beschäftigt, nicht näher. Verteilung und Vorkommen der Sekretgranula wird ebenfalls nicht dargestellt. Im Zentrum der Untersuchung steht einzig die typische Erscheinung und Veränderung des Golgikörpers während des Phasenwechsels. Die Golgi-Substanz liegt, wie wir vorausschicken möchten, bei allen

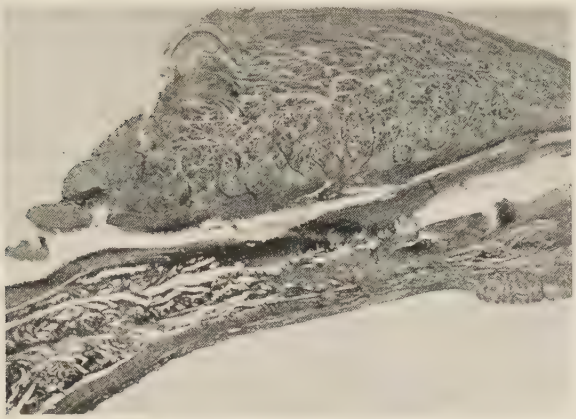

Abb. 28.

Mikrophotographie eines Längsschnitts durch die Afterregion bei einem ♀ Laichlachs. Oben links ist ein isoliertstehender Epithelkomplex zu erkennen. Das übrige Epithel ist abgeschilfert über den ausserordentlich dicht liegenden Bindegewebslamellen des Retinaculums. Unten links sind eingekapselte Nematoden zu sehen.

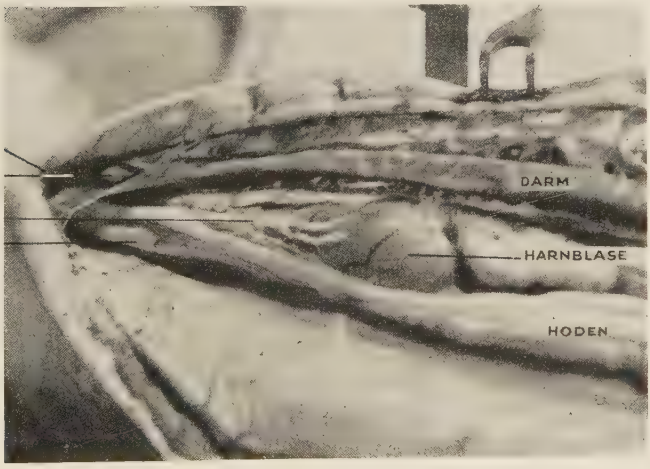

Abb. 29.

Stadium IV.

Situs der kaudalen Leibeshöhle beim ♀ Laichlachs. Im angeschnittenen, präanalen Darmende ist eine Epithelwucherung als erbsengrosses Gebilde zu erkennen.

untersuchten Stadien über dem Kern und behält in ihrer hauptsächlichsten Partie, die dem Zellkern naheliegt, zu allen Zeiten dieselbe Stelle inne.

Die Form des Golgi-Körpers variiert je nach der Lage der Zellen manchmal ganz beträchtlich. Es scheint sich dabei um allgemein fischtypische Verhältnisse zu handeln, da M. Rogosina bei *Acipenser ruthenus*, einem Ganoiden, zu fast übereinstimmenden Resultaten gekommen ist. Der Golgi-Körper zeigte in den tieferliegenden Zellen der Pylorus-Krypten ein kompakteres Aussehen und war ein schleifenartig verschlungenes Fadengebilde. In den höher liegenden Zellen der sekundären Seitenfalten und des Faltenscheitels war die Golgi-Substanz bedeutend weniger dicht und länglich ausgezogen, ein Sachverhalt, der bei Stör und Lachs grosse Übereinstimmung zeigt.

Auf Seite 355 bildet Rogosina eine Epithelzelle des Kryptenbodens ab mit sehr kompakten und vollständig ringförmig geschlossener Golgi-Substanz. Rogosina vermutet, das betreffende Golgibild stelle den typischen Ruhezustand der Zelle dar. Wir werden später sehen, dass diese Auffassung zu Recht besteht und auf Grund der beim Lachs gefundenen Verhältnisse unschwer zu begründen ist. Beginnen wir mit dem Anblick, welchen der Golgi-Körper auf Stadium I bietet. Abgesehen von den oben erwähnten örtlichen Verschiedenheiten, die uns nicht weiter interessieren, da nur das Stadientypische des Golgi-Körpers hervorgehoben wird, zeigen alle Zellen der Fressphase die osmiophile Substanz in der Längsachse der Zellen ausgezogen. Die Verteilung der geschwärzten Granula im gesamten Golgi-Felde und am Zellapex ist, wie die Abbildung 30 zeigt, nur im Zusammenhange mit den Fadenbildungen der Golgi-Struktur zu verstehen. Der Golgi-Körper ist stellenweise vollständig in feine Tröpfchen und Stäbchen aufgelöst, welche in längeren und kürzeren Kettenbildungen offenbar der Zellwandung anliegen und gegen das innere Zellende hinziehen, indem sie einen becherartigen, im Inneren der Zelle liegenden Raum zu umgeben scheinen. Es zeigte sich, dass die durch Osmiumsäure geschwärzten Bildungen der Zelle von überaus verschiedener Form sind und nicht ohne weiteres auf Grund der Imprägnierung zum eigentlichen Golgi-Körper gezählt werden dürfen. Die Substanz des Golgi-Körpers kann in vielen Fällen den obersten Abschnitt der Zelle vollständig ausfüllen und dann den Eindruck einer zufällig

verstreuten Tröpfcheninfiltration verursachen. Auch Rogosina hat beobachtet, dass in den Epithelzellen der oberen Hälfte der sekundären Falten, der Faden, welcher ihren sogenannten „Golgi-Apparat" bildet, immer dünner werde und stellenweise einzelne knotenartige Verdickungen zeige, die zum Zeil den Eindruck von freiliegenden Körnchen machen. Ähnliche Verdickungen sind ebenfalls typisch für den Lachs und finden sich auf allen Stadien des nachweisbaren Golgi-Körpers.

Abbildung 31 stellt die Epithelzelle einer hochliegenden sekundären Pylorusfalte dar und verdeutlicht den Zusammenhang von Golgi-Faden und Golgi-Granula. In der Nähe des Zellkerns liegt in horizontaler Lage eine Schleife von osmiophiler Substanz, die spiralig geringelt ist und einen auffallend in sich geschlossenen Charakter hat. Gegen die Zellwandung hin und bis zum Zellapex verlaufend finden wir aber eine Anzahl solcher Tropfenfäden, welche nicht eingerollt sind, sondern offen in der Zellachse ausgerichtet liegen.

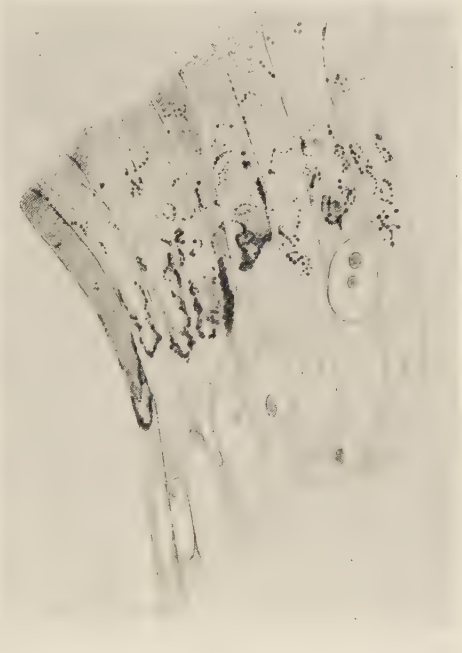

Abb. 30.
Stadium I.
Epithelzellenserie der Pylorusregion beim Fresslachs mit der Golgisubstanz im Ausbreitungszustand.

In Fortsetzung der typischen Golgi-Struktur, die zusammenhängend ist, treten Granula auf, welche direkt daraus hervorzugehen scheinen. Im Unterschied zu den Epithelien von *Acipenser ruthenus* zeigen die betreffenden Zellen beim Lachs nur wenig stäbchenförmige Zellstrukturen, welche von Rogosina als Chondriosomen erkannt worden sind. In unserem Falle sind die betreffenden Zellstrukturen in der Regel tröpfchenförmig und bedeutend spärlicher vorhanden. Mit der Form des Golgi-Körpers wechselt

je nach dem Abschnitt seines Vorkommens die Zahl der übrigen osmiophilen Komponenten ebenfalls. Dieselben finden sich in vielen Fällen auch reichlich unterhalb des Zellkerns als schwarze Granulaanhäufungen oder aber in gleichmässig loser Verteilung von der Zellbasis bis an den Kern heranreichend. Besonders im Stadium I ist derselbe von den erwähnten Fadenstrukturen und Tröpfchenreihen umgeben. Das Golgi-Feld erwies sich beim Lachs besonders in der Kernzone ausserordentlich variabel, da öfters um den Zellkern herum eine helle Zone festzustellen war, welche überhaupt keine Schwärzung aufwies. Auffallend ist beim Golgi-Körper des Stadiums I, dass der Körper selbst in jenen Fällen, wo seine fadigen Bildungen vielfach verschlungene Schleifen darstellten, trotzdem aber regelmässig offen ausgezogene Fäden besass, mit von diesem deutlich abgesetzten Stäbchen- oder tröpfchenförmiger Granula.

Abb. 31.
Stadium I.
Einzelne Epithelzelle der Pylorusregion beim Fresslachs; sie zeigt den Zusammenhang von Golgikörper und übriger osmiophiler Substanz.

Die Schlingen der Golgi-Substanz bleiben nie auf das zentrale und engere Golgi-Feld beschränkt, sondern ziehen sich, wie Abbildung 31 zeigt, bis zur äussersten Plasmazone der Zelle hinauf. Dass die geschwärzten Tröpfchenbildungen nicht einfach isoliert und selbständige „Splitter" des Golgi-Körpers sind, steht ausser jedem Zweifel, denn es gelang uns, in 12-tägig osmierten Präparaten selbst nach intensiver Bleichung mit der Kalium-Bichromatlösung die zusammenhängende Fadenstruktur der ganzen Bildung nachzuweisen. Es besteht beim Lachs zwischen allen eigentlichen Golgi-Substanzen ein direkter Zusammenhang.

M. Rogosina hat bei *Acipenser ruthenus* niemals eine entsprechende Kompaktheit des Golgi-Körpers nach weisen können. Während aber bei den Stören die osmiophile Struktur immer deutliche Fadenbildungen zeigt, auch in den

Fällen, wo diese bis an das obere Zellende ausgebreitet waren, zeigten sie doch nie die so stark ausgebildeten Tröpfchenreihen, wie wir sie beim Ostseelachs nachweisen konnten. Abgesehen von diesem graduellen Unterschied zeigten die Bildungen der funktionellen Phasen grösste Übereinstimmung.

Vergleichen wir diese für den fressenden Lachs typischen Verhältnisse des Golgi-Körpers mit den Bildungen, wie wir sie beim laichreifen Rheinlachs finden. Abbildungen 32 und 33 zeigen, dass die stets supranuklear gelagerte Golgi-Substanz zum Teil geschwunden ist. Dieselbe ist auffallend auf den inneren Zellraum beschränkt und dort zusammengedrängt und lässt nur in wenigen Fällen noch ihren früheren fadig aufgelösten Charakter erkennen. Bei den meisten Zellen gelingt eine einwandfreie Darstellung der Golgi-Substanz mit der Osmium-Methode nur noch schwer. Es scheint, dass das späte Synchonie-Stadium die Golgi-Substanz so wesentlich verändert hat, dass eine osmiophile Komponente (Lipoid) fehlt. Die von verschiedenen Autoren vertretene Auffassung, der eigentliche Golgi-Körper sei nur einer ganz bestimmten Anzahl von Sekretionsstadien in seiner typischen Erscheinung zugeordnet, gewinnt durch unsere Befunde am extremen Synchoniefall sehr an Wahrscheinlichkeit. Mussten wir die Gestalt des Golgi-Körpers und den Zustand des Golgi-Feldes beim Stadium I als deutlich aufgelockert und in Richtung der Zellachse verstreut charakterisieren, so müssen wir im Vergleich dazu die Form des

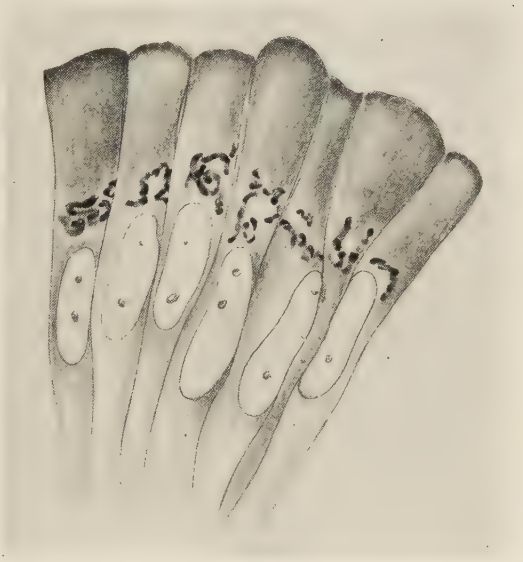

Abb. 32.
Stadium IV.
Epithelzellen der Pylorusregion beim Laichlachs mit dem deutlich isolierten Golgikörper.

Abb. 33.
Stadium IV.
Epithelzellen durch die Fundusregion beim Laichlachs. In der dritten und fünften Zelle von links ist die Golgisubstanz maximal geschwunden.

Golgi-Körpers auf Stadium IV als extrem zusammengezogen und konzentriert bezeichnen. Das Golgi-Feld selbst hat sich aus dem sekretorischen Abschnitt der Zelle zurückgezogen und fällt mit dem Golgi-Restkörper zusammen.

Verfolgen wir nun, nachdem die Verhältnisse der beiden Extremphasen dargestellt sind, die Gestaltveränderungen des Golgi-Körpers zu einem Zeitpunkt, wo die Synchonie noch nicht so weit vorgeschritten ist. Leider gelang uns die Fixierung des Voll-Lachses (Wintersalm) im Champy'schen Gemisch nicht, sodass die Behandlung nach Koppsch-Kolatscheff für das relativ früheste Synchoniestadium unterbleiben musste. Hingegen gelang die Osmierung des im Lachszyklus, wie wir wissen, zeitlich besonders günstig gelegenen Stadium III ausserordentlich gut. Die folgende Abbildung 34 zeigt eine Serie von Epithelzellen aus der Pylorusregion mit den ersten auffallenden Gestaltveränderungen des Golgi-Körpers. Das hervorragendste Merkmal der Golgi-Struktur bei den Salmen ist ihre fast restlose Beschränkung auf das hauptsächlichste Golgi-Feld, d. h. auf die Zone, welche vom Kern an etwa die Hälfte des letzten Zellabschnittes einnimmt. Als Golgi-Feld im weiteren Sinne

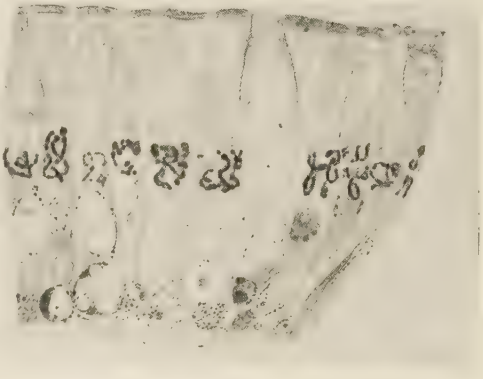

Abb. 34.
Stadium III.
Epithelzellen der Pylorusregion beim Salm. Die typischen Schlingenbildungen des mittleren synchonischen Golgikörpers. Die submikroskopisch osmierte Substanz ist vor allem Fett.

müssen wir ja den gesamten supranukleären Abschnitt der Zelle benennen, da der Feldbegriff sich ja selbstverständlich nach der Verteilungszone der Golgi-Substanz zu richten hat.

Die Dimension des Golgi-Körpers, wie sie sich beim Stadium III vorfindet, erlaubt uns, das Golgi-Feld leichter nachzuweisen. Der im Stadium I als Hauptteil aufgefasste Golgi-Körper bleibt beim Salmstadium einzig auf die Region beschränkt, welche auch von der übrigen osmiophilen Substanz eingenommen wird. Die Zellen der Abbildung 34 zeigen, wie die fadenartigen und auch hakenförmigen Golgi-Gebilde nicht mehr ausschliesslich in der Längsachse der Zelle liegen, wie dies für das erste Stadium gegolten hatte, sondern, dass sie teilweise sogar horizontal verlaufen können und überdies zu schraubig und spiralig eingezogenen Schleifen verändert sind. Die einzelnen, beim Stadium I beschriebenen Verdickungen sind massiger und gröber geworden, sodass der ganze Golgi-Körper ein verdichtetes, substanziell konzentrierteres Aussehen erhalten hat.

Nicht selten sind auf diesem Stadium vollständig geschlossene „Golgi-Spiralen", wie die mittlere Zelle der Abbildung 34 es veranschaulicht, ausgebildet. Diese neuen Befunde der Gestalt des Golgi-Körpers erinnern an den einen Fall jener von Rogosina abgebildeten Epithelzelle des Störmagens, bei welchem die russische Forscherin den Ruhezustand der Zelle bezw. des Golgi-Körpers vermutet hat. Auf Grund der klar erkennbaren Funktionsverhältnisse des Verdauungsapparates beim Rheinlachs kann nun die Deutung Rogosinas als evident erwiesen werden.

Auffallender als bei den eben beschriebenen frühen Salmstadien zeigte sich das Golgi-Körperbild bei denjenigen Lachsen, welche auf Grund des Abmagerungs- und Reifezustandes mit dem Übergangsstadium III-IV zu bezeichnen wären. Abbildung 35 lässt erkennen, wie der Golgi-Körper nicht mehr deutlich in der Längsachse der Zelle angeordnet ist, Die schraubig gedrehten Schleifen, wie sie unsere Abbildung zur Darstellung bringt, sind immer mehr zu geschlosseneren Spiralen geworden, bei denen nurmehr die einander überkreuzenden Enden frei liegen. Besonders typisch für die Golgi-Körperformen dieses „Zwischenstadiums" sind die oft auffallend stark verdickten knotigen Schleifenenden. Während beim Stadium III früh noch einzelne feintropfige Bildungen, die unschwer als Abkömmlinge des Golgi-Körpers zu erkennen waren,

in Erscheinung traten, so verschwanden jetzt auch diese Bildungen sukzessive, sodass die osmierten Spiralgebilde schon sehr nahe an die entsprechenden Bildungen des Stadiums IV herankamen.

Abbildung 35 legt uns die Vermutung nahe, dass sich die osmierbare Substanz um einen zentral gelagerten Körper herumlegt,

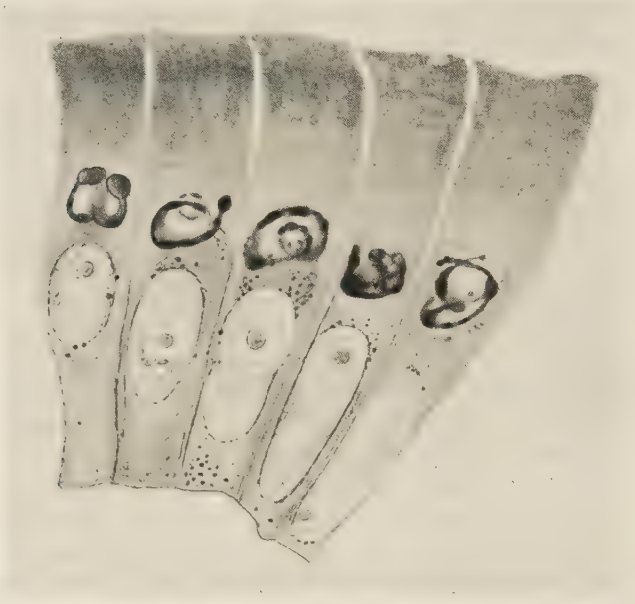

Abb. 35.
Stadium III—IV.
Epithelzellen durch die Cardiaregion eines späten Salmstadiums. Die dichtere Verschlingung des Golgikörpers ist bereits weit vorgeschritten.

dessen nicht schwärzbare Substanz wohl mit der fortschreitenden Synchonie in ihrer räumlichen Ausdehnung reduziert wird. Auf diese Weise wird die geschwärzte Substanz stark zusammengerückt. Dadurch würde auch verständlich, warum beim Stadium IV auch an den Stellen, wo auf den früheren Stadien niemals osmiophile Substanz angetroffen worden ist, nachträglich ebenfalls Schwärzungen auftreten können. Dieselben stellen natürlich nur Reste der von uns beschriebenen kompakt gelagerten schwärzbaren Golgi-Substanz dar.

Die von Hirsch neuerdings herausgearbeitete und vertretene System-Theorie des Golgikörpers steht unter anderem auf dem

Standpunkt, dass nicht der eigentliche Golgikörper selbst, sondern nur dessen dünnwandige äusserste Hülle osmiert werde. Die Deutung der gestaltlichen Veränderung des Golgi-Körpers, wie wir sie für den Lachs zu geben versucht haben, erklärt die Einziehung und Englagerung der Golgi-Substanz mit der „Aufzehrung" und dem Schwinden des eigentlichen Golgi-Körpers. Wir glauben, dass unsere Untersuchungen eine weitere Stütze für die System-Theorie darstellen. Zusammenfassend können wir über die

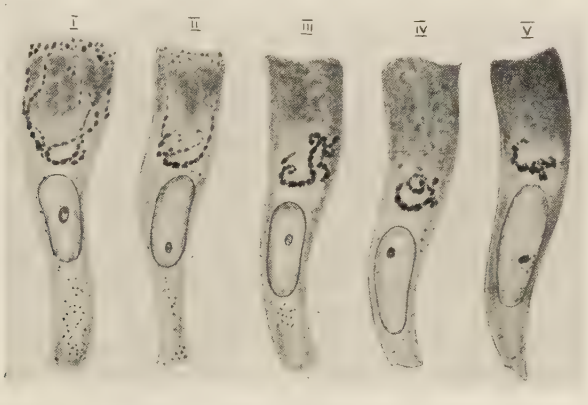

Abb. 36.
Golgikörper-Stadien. Schema.

Golgi-Körper im Magenepithel des Rheinlachses sagen, dass der ausgedehnte Zustand des Golgi-Körpers die Fressphase, der kontrahierte Zustand die Synchonie eindeutig bestimmen lässt.

Die stadientypischen Gestaltsveränderungen des Golgi-Körpers lassen neben dem jeweiligen Zustand der einzelnen Epithelzelle auch den physiologischen Gesamtzustand des Organs erkennen.

Der Wechsel im Bilde der Golgi-Substanz kann dank der extremen Phasen (Phasenwechsel) unzweideutig in den grossen Etappen festgelegt werden. Wenn die vorliegende Untersuchung unsere Kenntnis der Systemnatur des Golgi-Körpers auch nicht wesentlich gefördert hat, so liegt ihr eigentliches Resultat doch in Richtung der funktionalen Auffassung dieser Zellstruktur. Die eindeutige Feststellung der extremen Aktivform und der extremen Ruheform des Golgi-Körpers wie auch der Zwischenformen ist gelungen.

Das obige Schema (Fig. 36) versucht noch einmal, die Stadienreihenfolge sowie den extremen Phasenwechsel bildlich zusammen-

zufassen und eindrücklich zu veranschaulichen. Das Schema sieht von einer einseitigen Deutung der einzelnen Verhältnisse ab und muss deshalb lediglich als eine übersichtliche Zusammenfassung der darstellbaren Verhältnisse genommen werden.

3. *Die Gallenblase und ihre Veränderungen.*

Die Gallenblase zeigt von allen Hohlorganen des Verdauungsapparates die stärksten und auffallendsten Formveränderungen. Überdies treten im Verlaufe der Synchoniephase Veränderungen der Gallenblasenschleimhaut auf.

Die weitere Tatsache, dass die Galle selbst in ihrer Zusammensetzung phasisch wechselt, wie auch die Tatsache, dass die Füllung bezw. Entleerung der Gallenblase beim Rheinlachs gerade das umgekehrte Verhalten zeigt als bei allen übrigen bis heute bekannten „Hungerfischen", inklusive sämtlicher *Salmo trutta*-Arten, rechtfertigt eine besonders eingehende Darstellung dieser Verhältnisse im Hinblick auf die von uns betonte Besonderheit des synchronischen Verhaltens.

Eigentümlicherweise fand die Gallenblase des Lachses bis jetzt keine ihren auffälligen Erscheinungen angemessene Würdigung. Selbst im Sammelband von Noël Paton (1898), der eine eigentliche „Physiologie des Lachses" anstrebte, wird sie nur kursorisch und zudem, wie wir sehen werden, in missverständlicher Weise behandelt.

Gulland spricht dort auf Seite 20 von den beiden Zustandsmöglichkeiten der „distended bladder" und der „collapsed bladder". Wir haben selber das schottische Lachsmaterial nachgeprüft bei Fischen aus dem River Dee bei Edinburgh und nie eine Gallenblase gefunden, die einfach in sich zusammengefallen wäre. Auch bei diesen Lachsen verläuft die im folgenden zu beschreibende Atrophie der Gallenblase in bestimmter progressiver Gesetzmässigkeit. Dasselbe gilt, wie wir ebenfalls feststellen konnten, für sämtliche skandinavischen Lachse. Leider wissen wir nichts näheres über die Veränderung der Blase bei den pazifischen Lachsarten. Was die *Oncorrhynchus*-Arten anbelangt, so wiederholen die Autoren bis zum heutigen Tage die bereits formelhafte Aussage, es fände bei den pazifischen Laichlachsen eine allgemeine Schleimhautdegeneration des gesamten Verdauungsschlauches statt, an der auch die Gallenblase teilhabe. Wir können diese bis heute im einzelnen

noch völlig unbelegte katarrhalische Desquamation der Mucosa vorläufig nur mit allem Vorbehalt zur Kenntnis nehmen und kommen an späterer Stelle eingehend auf diesen Sachverhalt zurück.

Der erste und einzige Forscher der eine Gallenblase abgebildet hat, ist A. Fritsch (1894), beim Elbelachs (S. 98). Bei der Abbildung, die keine nähere Stadienbestimmung enthält, handelt es sich um einen typischen Fall des Stadiums V. Fritsch hatte ein grosses Material verlaichter Lachse zur Verfügung und hatte nicht klar zwischen Stadium IV und Stadium V unterschieden, so dass er zur Darstellung der Laichlachsverhältnisse glaubte auch das letzte Stadium wählen zu dürfen. Im übrigen deutet auch das ganze Situsbild, zu dem diese Gallenblase gehört, auf das Stadium des verlaichten Lachses. Besonders klar geht es aus dem Ausdehnungszustand der Darmdivertikel, wie auch aus der länglichen und ebenmässigen Form der Gallenblase selbst hervor.

Zudem bemerkt Fritsch — allerdings ohne Bezugnahme auf seine Abbildung — dass bei den abgelaichten Lachsen die Galle sich wieder in grösserem Masse in der Gallenblase ansammle. Diese Tatsache, welche mit unseren eigenen Erfahrungen übereinstimmt, spiegelt sich ebenfalls deutlich in der Abbildung von Fritsch als Fall eines verlaichten Lachses.

Die Gallenblase des Rheinlachses zeigt nun im Hinblick auf Füllungs- bezw. Entleerungsphase ein ganz extremes Verhalten und nimmt damit eine ausgesprochene Sonderstellung ein.

Entgegen den nächstverwandten Salmoniden, den Forellen, hat der Lachs im Zustande fortgeschrittenerer innerer Ernährung regelmässig eine leere Gallenblase. Stets haben wir es selber bei laichreifen Forellen festgestellt und H. Gnuschke hat 1936 in ihrer Veröffentlichung über Stoffwechselvorgänge im Zusammenhang mit der Gonadentätigkeit bei Forellen mit Nachdruck betont, dass diese Fische normaler Weise einige Zeit vor dem Reifwerden der Geschlechtsprodukte die Nahrungsaufnahme ganz oder doch fast ganz einstellen und in weitaus den meisten Fällen dann prall gefüllte Gallenblasen haben.

Gnuschke führte weiter aus, dass die Forellen bei Magenfüllung in der Regel leere Gallenblasen haben. Zwischen der Füllung der Gallenblase und der Füllung des Magen-Darmkanals besteht bei den Forellen die allergrösste Konstanz des Alternierens.

Dieser auffallende Unterschied zwischen Lachs und Forelle ist ein Beweis mehr für die Ansicht, dass die Synchonie nicht einfach ein quantitativ gesteigertes sogenanntes „Laichzeitfasten" der *Trutta*-Arten ist, sondern dass trotz der nahen Verwandtschaft ein wesentlicher Unterschied besteht, den wir im theoretischen Abschnitt ausführen werden.

Die maximale Blasenfüllung kann nur bei den ausgesprochenen Meerfischen des Stadiums I beobachtet werden, während der Zustand der maximalen Blasenleere regelmässig bei den vollreifen Lachsen des Stadiums IV erreicht wird. Wenn auch die spät synchonische Gallenblase praktisch kein Sekret mehr enthält, so darf doch von einer vollständig entleerten Gallenblase im strengsten Wortsinne nicht gesprochen werden. Immer sind deutlich nachweisbare Reste des Sekretes vorhanden.

Auch ist es vorsichtiger, bei der Behandlung der Gallenblase nicht einfach von den Lachsen im allgemeinen zu sprechen, da die Fische der Gattung *Salmo salar* aus verschiedenen Stromgebieten ein ausserordentlich verschiedenes Verhalten und eigentlich nur im Stadium I, vor allem aber im Stadium IV vollständige Übereinstimmung zeigen. Dies beweist bereits ein Blick auf die Tabelle Gullands, welche das Verhältnis der vollen und leeren Gallenblasen in schottischen Flussunter- und Flussoberläufen vergleicht. Trotz des relativ spärlichen Zahlenmaterials geht aus den Gulland'schen Angaben mit Deutlichkeit hervor, dass die schottischen Lachse im Fluss noch ausserordentlich lange Zeit ausgedehnte Gallenblasen besitzen. So finden sich die in allen Fällen leeren Blasen bei diesen Lachsen eigentlich erst zur Laichzeit im November. Vom Mai an bis in den Monat Oktober hinein fand Gulland volle und leere Gallenblasen nebeneinander, sowohl bei Lachsen aus dem Unterlauf, wie bei solchen aus dem Oberlauf des Flusses.

Dazu im Gegensatz steht nun die auffallende Gesetzmässigkeit beim Rheinlachs, die darin gipfelt, dass im Fluss selbst überhaupt nie maximal ausgedehnte und gefüllte Gallenblasen auftreten. Wohl fanden wir deutlich unterschiedene Stadien und bei den grossen Wintersalmen im Niederrhein, welche bekanntlich, wie wir bereits gezeigt haben, erst eine kurze Synchoniephase hinter sich haben, noch verhältnismässig reichliches Sekret innerhalb der dünnwandigen und ziemlich ausgedehnten Blase; aber auch in diesen Fällen

hatte der Schrumpfungsprozess bereits eingesetzt. Vergleichen wir die verschiedenen Stadien der Gallenblase beim Rheinlachs, so sehen wir eine Erscheinung, welche gleichmässig für sämtliche Lachskategorien gilt, sowohl für die grossen Wintersalme, die

Länge:

cm		
1,2	1,4	1,6
8,5	8,7	9,3
5,7	6,1	6,8
4,6	4,8	5,4
4,4	5,1	5,1
4,1	4,3	5,4

Breite (Fundus):

cm		
0,4	0,5	0,6
3,4	3,6	3,8
2,1	2,4	2,9
0,9	1,1	1.3
0,6	0,7	0,9
1,1	1,2	1,3

Abb. 37.
Die Gallenblasen-Stadien. Schema.

grossen und kleinen Sommerlachse, wie auch für die Jakobslachse: die Erscheinung nämlich, dass die Schrumpfung der Gallenblasenwand und die Entleerung des Sekretes in einer deutlichen Beziehung zur herannahenden Laichzeit stehen. Diese Verhältnisse werden durch das folgende Schema III veranschaulicht (siehe Schema Fig. 37).

Das Schema der Gallenblasenstadien bringt zweierlei zum Aus-

druck. Erstens einmal die Art des Schrumpfungsprozesses selbst, zweitens aber auch die Tatsache, dass die jugendliche Blase und die Gallenblase des Reifestadiums (Stadium IV), wenn wir absehen von der Oberflächenveränderung dieses Stadiums, gestaltlich ähnlich sind. So ist für das Jugendstadium eine deutliche Knickung vor dem Fundusteil der Blase typisch. Genau dasselbe gilt auch für die synchonische Gallenblase der Stadien III und IV. Wir haben bereits bei der Schilderung der Ernährungsstadien darauf hinweisen können, dass die Topographie des synchonischen Darmtraktus in mancher Hinsicht dem Jugendstadium näher steht als dem marinen Fresstadium. Die jugendliche Gallenblase ist ausgezeichnet durch eine auffällige Versteifung der Wandung; nie kommt es zu einer typischen Stauungsgallenblase, wie wir dies bei den Meerlachsen meistens antrafen.

Wir treten nun ein in die Behandlung des uns in erster Linie beschäftigenden Phasenwechsels, der in den einzelnen Stadien auffallend zum Ausdruck kommt.

Stadium I.

Die Gallenblase des Fresslachses ist, wie die Abbildung 38 zeigt, von birnförmiger Gestalt. Die oft ins Bläuliche gehende Grünfärbung gibt dem Organ mit maximal ausgedehnter Blasenwandung ein gurkenartiges Aussehen, besonders da die Reliefstruktur der Schleimhaut durch die dünne Gallenblasenhaut deutlich hindurchscheint. Häufig, ja fast in der Regel, fanden wir bei den Ostseelachsen prall gefüllte Gallenblasen. Da aber bereits im Mitteldarm reichlich Lebersekret vorhanden war, lässt dieses Verhalten auf eine gesteigerte Verdauungstätigkeit schliessen. Bei Fischen der Grössenordnung 90 cm bis 1.10 m betrug die Längenausdehnung der Gallenblase 7 — 12 cm. Bei nahezu praller Blasenfüllung betrug das Gewicht der Gallenmenge 18—21 g. Die Zahlen illustrieren recht gut den hohen Aktivitätsgrad der Verdauungsdrüse im Stadium I. Sekretarme oder gar leere Gallenblasen fanden sich niemals bei den untersuchten Meerlachsen, sodass wir, wenn wir diese Verhältnisse mit denjenigen bei den Forellen vergleichen, wo stets alle Grade der Füllung, resp. der Entleerung vorkommen, mit vollem Recht das Verhalten der Gallenblase im marinen Stadium als ein extremes bezeichnen dürfen.

Da die Schwankungen im Dehnungs- bezw. Kontraktionszustand nur sehr gering sind, und in der Längsachse der Blasen höchstens 2 cm betragen können, muss man annehmen, dass das Lebersekret ständig produziert wird und in der Gallenblase, wie unsere Sekretanalysen ergeben haben, durch Gallensäuren stark

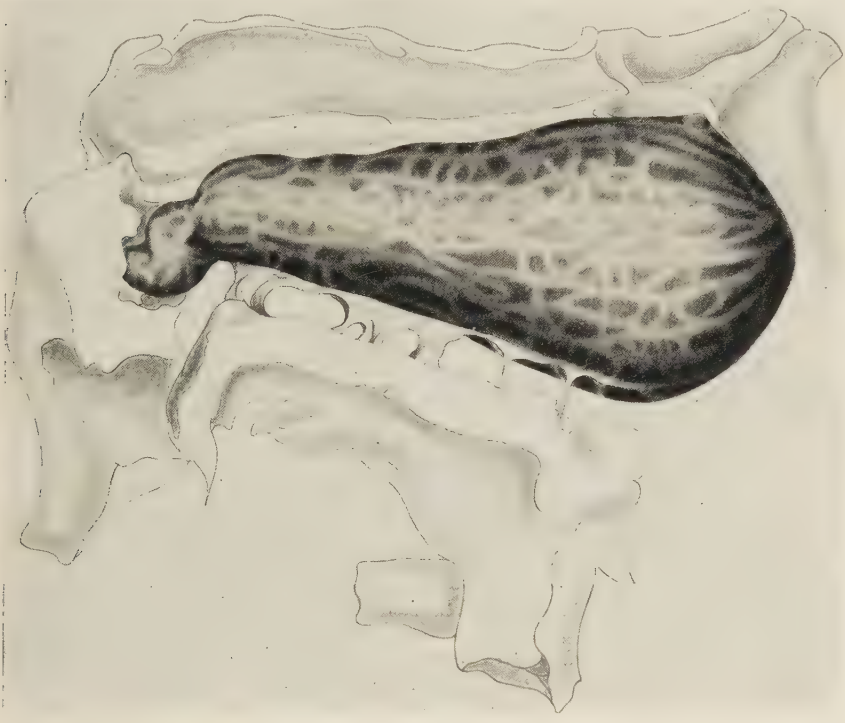

Abb. 38.
Stadium I.
Die ausgedehnte Gallenblase des Fresslachses. Mit Ausnahme eines Teils des Fundus ist sie vollständig von Leberlappen umgeben, mit denen sie mesenteriell verbunden ist. Durch die verdünnte Wandung durchscheinendes Schleimhautrelief.

angereichert wird. Als auffallendstes Analysenergebnis zeigte sich dieser ganz beträchtliche Reichtum an Gallensäuren beim Meerlachs, wo sie ja besonders wesentlich sind für die Emulgierung der Fette im Mitteldarm (Pars appendicularis und Dünndarm). Weil nun die Nahrung des Lachses in ausserordentlich hohem Masse fetthaltig

ist, und da sie, wie wir gesehen haben, andauernd in bedeutendem Grade aufgenommen wird, kann der Reichtum an Gallensäure als physiologischer Gradmesser der vorliegenden Übernährung genommen werden. Die Gallensäureanreicherung während der Fressphase ist umso auffallender, da das Gallensekret der Synchoniestadien III und IV praktisch frei von Gallensäuren ist. Wir konnten weiter den Nachweis erbringen, dass bereits im frühesten Stadium III nur noch Spuren von Gallensäuren vorhanden waren.

Die Feststellung des Überganges vom Stadium I zum Stadium II ist uns bekanntlich nicht gelungen. Für den Rheinlachs hängt dies von Zufallsfängen ab, da die Synchonie ja ausschliesslich im Meere ihren Anfang nimmt und die Rheinlachse an der holländischen und deutschen Nordseeküste nicht gefangen werden. Im Hinblick auf den Prozess der beginnenden Gallenblasenentleerung ist diese Sachlage sehr zu bedauern, da unsere untersuchten Exemplare nicht den Synchoniebeginn, sondern bereits ein fortgeschritteneres Stadium davon verkörpern, wenn auch immer noch zum Stadium II zu zählen. Vergleiche hier Fig. 3, Stadium II *a* und Stadium II *b*.

Spätes Stadium II.

Deutlich zeigt auch das späte Stadium der Voll-Lachse den typischen Verlauf der Schrumpfung und damit auch des Entleerungsmodus. Der Schrumpfungsprozess betrifft die ganze Blasenwand, d. h. sämtliche Teile der Gallenblase inklusive der extrahepatischen Gallengänge, und ist nicht auf den Fundus allein beschränkt. Dadurch entsteht eine wellige Unterteilung des Blasenkörpers mit ziehharmonikaartigen Knickungen in der Längsachse, welche verhältnismässig gleich verteilt sind. Siehe Abbildung 39. Die wellig ausgeprägten Blasenbildungen unserer Abbildung sind nicht zu verwechseln mit den höckerigen Erhebungen der Gallenblasenoberfläche, welche das nächstfolgende Stadium auszeichnen. Die Schrumpfungshöcker des ersten Synchoniestadiums schwinden sehr bald und sind auf späten Voll-Lachsstadien nur noch in der Nähe des Ductus cysticus zu erkennen.

Die Atrophie der Blasenwandung ist im vorderen Blasendrittel stärker als in der Fundusregion, was mit der Schrumpfung des Ductus hepaticus zusammenhängt, wodurch verständlich wird, dass der sackartige letzte Abschnitt der Gallenblase besonders im ersten

Stadium weniger kontrahiert wird. Er hinkt gleichsam der übrigen Blase nach und enthält zudem die meiste Residualgalle. Kann man das Stadium II noch weitgehend von der rein äusseren Formveränderung aus verstehen, so gelingt dies auf keinen Fall beim nun

Abb. 39.
Stadium II.
Schrumpfungszustand der Gallenblase des Voll-Lachses. Die einzelnen höckerartigen Erhebungen dieses Stadiums schwinden später vollständig.

folgenden Stadium, welches sich bei den stark entfetteten Lachsen findet.

Stadium III.

Im Salmstadium fallen eigenartige Neubildungen auf, welche an der Oberfläche der Gallenblasenwand erscheinen. Es zeigt sich nämlich, dass besonders äusserlich am Fundus kleine

höckerige Erhebungen auftreten. Diese Erhebungen können äusserst geringfügig sein und manchmal nur als kleine papillenartige Aufrauhung oder als leichte Ausweitung der Blasenoberfläche auffallen (siehe Abbildung 40). Häufig haben diese Ausbuchtungen einen zystigen Charakter. Vereinzelte solcher Zysten

Abb. 40.
Stadium III.
Gallenblase des Salms. Man erkennt stark hyperämische Gefässe an der Oberfläche, welche sich besonders reich verzweigt bei den Zysten der Fundusregion finden.

konnten wir auch am Ductus choledochus nachweisen, wenn auch da jeweils nur in schwacher Ausbildung. Diese eigenartigen Verhältnisse, welche bis jetzt n i c h t beobachtet worden sind, gehören, wie wir betonen möchten, zu den regelmässigen Erscheinungen der synchonischen Gallenblase beim Rheinlachs. Im

Gegensatz zu den rasch verstreichenden Schrumpfungshöckern der Voll-Lachsgallenblase (vergl. Abb. 39 u. 40) sind die Neubildungen der „Synchoniezysten“ versorgt mit stark blutgefüllten Gefässen und erweisen sich auch in dieser Hinsicht als besondere Bildungen, deren Natur im folgenden durch eine Anzahl von Längs- und Querschnitten durch Gallenblasen verschiedener Stadien erwiesen werden soll.

Stadium IV.

Die folgenden, abgebildeten Längsschnitte durch Gallenblasen des Stadiums III und IV (siehe Abbildungen 41 und 42) zeigen, dass die „Zysten“ mit dem Lumen der Gallenblase komunizieren

Abb. 41.
Stadium III.
Fundusstück einer Salmgallenblasenwand. Links unten eine von der Innenseite gesehene, stärker ausgebildete Zyste. Weiter rechts das Vordringen des Blasenlumens in die Fibromuscularis hinein (Bildungsherd einer Zyste).

und von normalem Gallenblasenepithel vollständig ausgekleidet sind. Vergleichen wir mit unserem letzten Synchoniestadium (Laichlachs) das Stadium II im Schnittbild (siehe Abbildung 43) so ist unschwer zu erkennen, dass die Zystenbildungen dort angelegt worden sind, wo auch von aussen eine stärkere Oberflächenerhebung festzustellen ist. Es gelang uns nun, eine fast lückenlose Entwicklungsreihe der Zystenbildungen nachzuweisen. Die Frage nach der Genese dieser Bildungen, die sich angesichts der verschiedenen Entwicklungsstadien von selbst aufdrängt, lässt sich nun weit-

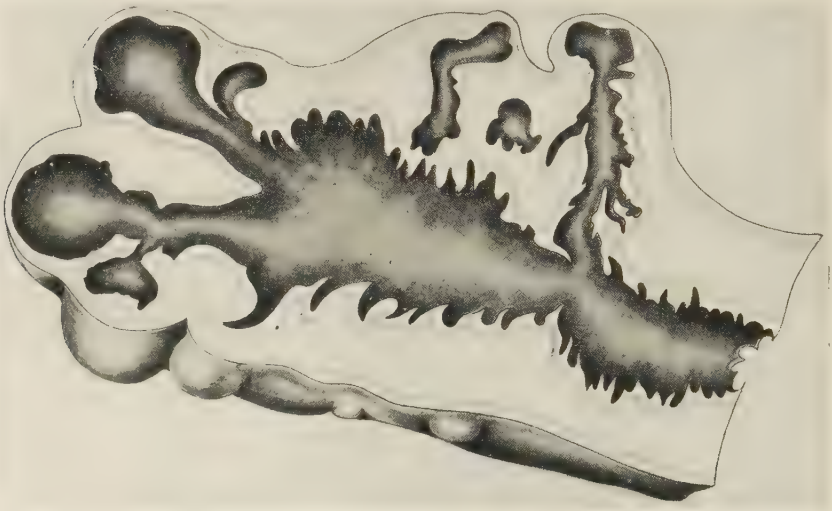

Abb. 42.
Stadium IV.
Sagittal durchschnittene Gallenblase eines Laichlachses. Rechts drei maximal ausgebildete Zysten mit ausserordentlich verdünnten Wandungen. Sämtliche Zysten kommunizieren mit dem Lumen der Blase.

gehend beantworten. Dieser Beantwortung hat nun allerdings zunächst die Untersuchung vorauszugehen, ob diese „Zysten" überhaupt normale oder aber pathologische Veränderungen der Gallenblasenwand darstellen.

In allen untersuchten Fällen konnten wir feststellen, dass die Schleimhaut normal strukturiert war und dass auch keinerlei entzündliche Schleimhautstellen vorkamen, die event. verantwort-

lich gemacht werden müssten für Schleimhautwucherungen und bruchartige Ausbuchtungen, wie sie von der menschlichen Pathologie bekannt sind. Zur Klärung der heiklen Frage, ob es sich bei den Lachszysten um sogenannte Luschkasch-Aschoff'sche Gänge und Räume handelt, legten wir das gesamte Material der Autorität des Pathologen Prof. Dr. L. Aschoff in Freiburg i/Br.

Abb. 43.

Stadium II.

Längsschnitt durch die Gallenblase eines Voll-Lachses. Man erkennt eine Anzahl von stärker ausgebildeten Schleimhautbuchten. Auf der Fundusregion rechts ist bereits eine typische weiterentwickelte Zystenanlage zu erkennen.

zur Begutachtung vor, der uns nach anfänglich grösstem Bedenken nun doch endgültig zugestimmt hat in der Deutung der „Zysten" als Normalbildungen. Die Zystenbildung bei der Lachsgallenblase ist nicht von der Atrophie der Gallenblasenwandung aus selbst zu verstehen, da gerade das Stadium IV, bei dem die Atrophie ihren Grenzwert erreicht hat, eine gesteigerte Bildung der Zysten aufweist. In vielen Fällen fanden wir auf dem verhältnismässig

kleinen Raume des nun ebenfalls stark geschrumpften Gallenblasenfundus 10—15 solcher typischer traubigen Abkugelungen (siehe Abbildung 44). Wir sehen daraus, dass es sich bei diesen Bildungen um das Ergebnis eines höchst aktiven Prozesses handelt, der von einer anderen Eigenschaft der Gallenblase aus verstanden und beurteilt werden muss als nur von der Art und Weise der Kontraktion der Blasenmuskulatur und der Atrophie der Wandung.

Abb. 44.
Stadium IV.

Gallenblase des Laichlachses. Die Blasenwandung ist maximal kontrahiert. Blasenfundus mit traubenartigen Zysten. Ductus cysticus, der in der Zeichnung sichtbar wird, durch wegpräparierten Leberlappen (links) ebenfalls zystig verändert.

Selbstverständlich muss in erster Instanz die Beschaffenheit der Galle selbst zur Beurteilung dieser Verhältnisse mithergezogen werden, falls nicht überhaupt in ihrem veränderten Synchoniezustand die eigentliche primäre Ursache der Zystenbildung zu sehen ist. Das sehr allmähliche Entstehen der Zysten und die Tatsache, dass bereits die ersten äusserlich nachweisbaren Ansätze zu diesen Bildungen oft an ähnlichen Stellen der Blasenoberflächen auftreten, deutet darauf hin, dass die Wandung der Gallenblase präformierte Lokalitäten für diese Bildungen besitze. In der Tat

konnten wir auch den Nachweis erbringen, dass gewisse Schleimhautnischen dafür verantwortlich gemacht werden müssen. Schneidet man die Gallenblasen des Voll-Lachses auf einem späten Stadium auf, so findet man regelmässig einzelne Schleimhautbuchten, die ausgeprägter sind als die benachbarten Falten (siehe Abb. 45), während die entsprechenden Schleimhautfalten, wie die Abbildung 46 zeigt, bereits tiefer ausgeprägt sind. Bei

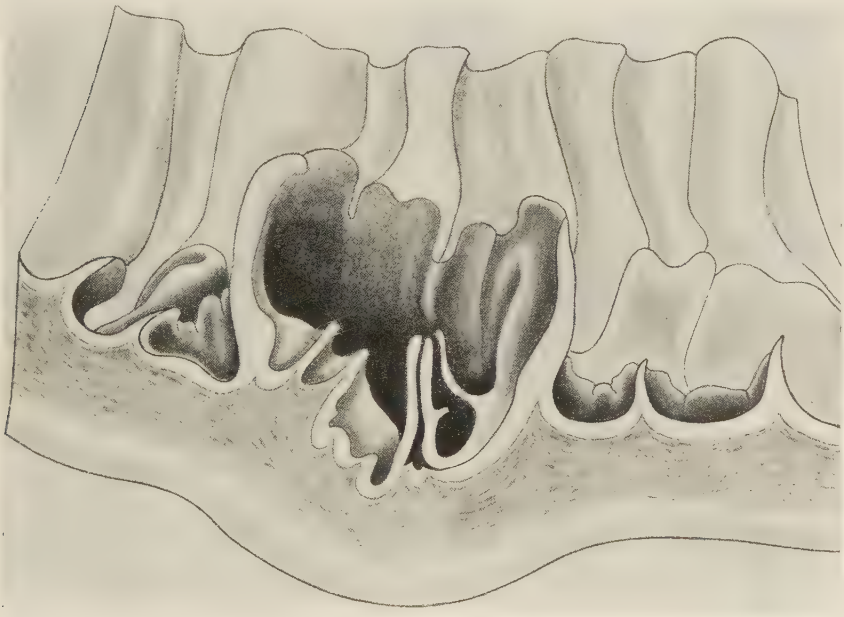

Abb. 45.
Stadium II.
Ausschnitt einer Gallenblasenwandung beim Voll-Lachs. In der Mitte eine im Auswachsen begriffene Zystenanlage.

Abbildung 46 handelt es sich um ein Salmstadium. Wir konnten nun häufig feststellen, dass gerade in diesen „Nischen" jeweils reichlich Residualgalle angesammelt ist; dieselbe ist von dunkelgrüner Färbung und stark kondensiert. Beim Gallenfarbstoff handelt es sich in der Hauptsache um Biliverdin, wie Untersuchungen mit dem Augenphotometer ergeben haben.

Die Eindickung der Galle scheint ausserordentlich rasch vor sich

zu gehen. Denn bereits Stadium II fiel durch eine Konsistenz des Sekretes auf, welches öliger und zähflüssiger war als bei den Fresslachsen. Die Farbe dieser Galle wurde schwarz-grün; bisweilen ging sie sogar ins blau-schwarze. Diese nun immer stärker eingedickte Galle lagert sich vornehmlich in den zurückbleibenden

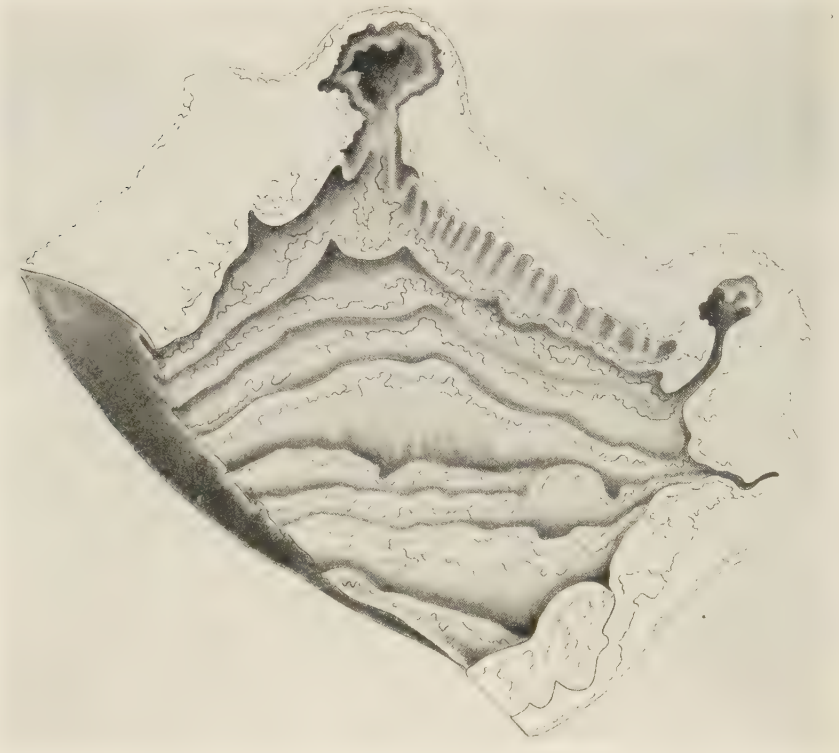

Abb. 46.

Stadium III.

Stück einer hyperämischen Gallenblasenwand beim Salm. Die an sich schon auffallend hervorstehenden Zysten enthalten noch eine verhältnismässig dicke Wandung.

Hohlräumen der Einschnürungsstellen ein und mazeriert bezw. imprägniert stellenweise das Epithelium, wir wir auf ungefärbten und unfixierten Gefrierschnitten beobachten konnten, welche unmittelbar nach dem Töten des Lachses im Laboratorium hergestellt

worden sind. Wir müssen deshalb annehmen, dass im Zusammenhang mit der verminderten Schleimproduktion der Gallengänge und der Gallenblase die Mazerierung besser wirken konnte und dass deshalb starke Reizwirkungen auf das Epithel ausgeübt werden können, wofür in erster Linie das Biliverdin, wie wir sehen werden, verantwortlich gemacht werden muss. Von besonderer Bedeutung scheint uns die Tatsache, dass solche gleichsam natürliche Vitalfärbung (Epithelimprägnationen) nur im Zustande der fortgeschrittenen Synchonie vorkommt und nie während der normalen oder auch gesteigerten Funktionsphase (siehe Abb. 47). Auch bei den prall gefüllten Gallenblasen haben wir niemals ähnliche Verhältnisse angetroffen. Das Epithel scheint demzufolge gegenüber Biliverdin das Verhalten geändert zu haben. Da nun im späten Synchoniestadium und sogar im Salmstadium bereits keine Gallensäuren mehr vorhanden sind, so ist die gallige Verfärbung der Schleimhaut einzig auf das Biliverdin zurückzuführen, welches, wie wir annehmen müssen, auf Grund der fehlenden und stärkeren Schleimproduktion und auf Grund seiner langen Einlagerung in den Faltennischen wirken kann. Ähnliche Verhältnisse trafen wir auch im Querfaltendarm, welcher der Galle und dem reinen Lebersekret ebenfalls Nischen zur Einlagerung darbietet, wodurch dasselbe Phänomen einer Vitalfärbung der Schleimhaut bezw. des Epithels zustande kommt. Dass hier identische Verhältnisse vorliegen, geht auch aus dem Verhalten des funktionellen Darmes hervor, der ebenfalls nie eine Imprägnation durch Sekret zeigt.

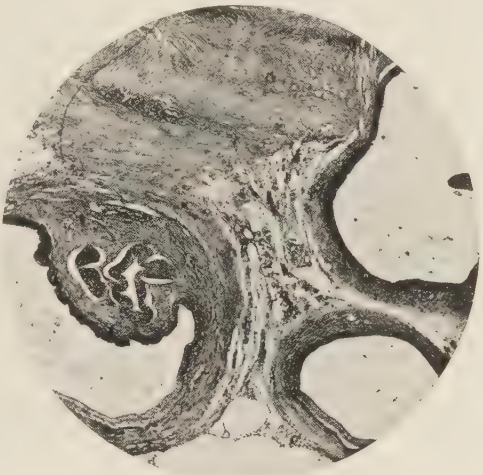

Abb. 47.
Stadium IV.
Mikrophotographische Aufnahme eines Querschnittes durch die Zysten des Laichlachses. Das im Bilde schwarz erscheinende Epithel ist auf die Selbstimprägnation durch Biliverdin zurückzuführen. Die Zystenlumen enthalten noch wenig Residualgalle.

Betrachten wir im Anschluss an die geschilderten Veränderungen, welche das Stadium IV zeigt, den Zustand der Gallenblasen bei den verlaichten Lachsen.

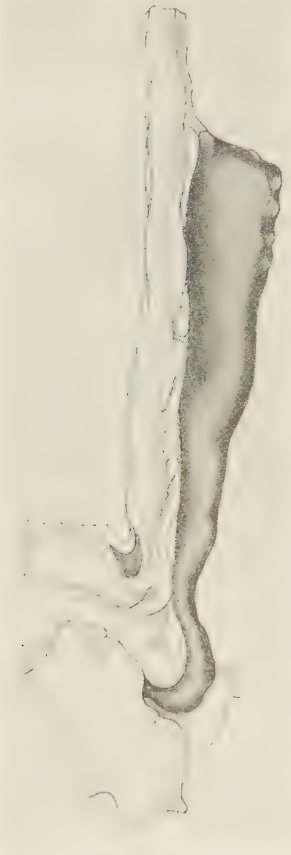

Abb. 48.

Gallenblase des verlaichten Lachses. Ductus cysticus und Blase befinden sich im rückläufigen Prozess der Streckung. Die Zysten sind bereits stark zurückgebildet.

Stadium V.

Wie die Abbildung 48 zeigt, befindet sich die Gallenblase augenscheinlich wieder im Zustande der Regeneration bezw. Reparation, was am vollständigen Verstreichen der Zystenbildungen deutlich wird. Die Blase beginnt sich wieder zu strecken und auch der Fundus verliert seine frühere Knickung. Dass auch in diesen Fällen eine gewisse Beziehung zwischen Zystenrückbildung und dem Gallensekret besteht, dürfte aus der Verflüssigung der Residualgalle hervorgehen. Die Fälle der verlaichten Lachse, welche wir zu Gesicht bekamen, sind zu selten und zu zufällig gewesen, um eine genaue Analyse der wieder dünnflüssigen Galle durchzuführen. Immerhin konnten wir beobachten, dass die Verflüssigung der Blasengalle in dem Zeitpunkt erfolgt, wo auch wieder Lebergalle direkt in den Darm ausgeschüttet wird und zwar in einem Augenblick, in welchem noch keinerlei äussere Ernährung eingesetzt hat, wo also im Gegenteil der besondere Prozess der reinen Selbstzehrung über die eigentliche Synchonie hinaus weiter abläuft. Interessant ist der Nachweis, dass die Galle des Stadiums V wieder deutliche Spuren von Gallensäure enthält und auch mit dieser Tatsache auf die bevorstehende Fressphase hinweist. Bevor wir das Ergebnis dieser speziellen Untersuchungen zusammenfassen, erwähnen wir noch zwei Fälle, welche von der Norm abgewichen sind. Im ersten

Falle handelt es sich um einen weiblichen, vierjährigen Lachs, welcher am 25. November 1936 vollreif bei Märkt unterhalb des Kembser Staues gefangen wurde (siehe Abb. 49).

Die Art des Entfettungszustandes des Darmes, die maximal anämische Milz, wie auch die übrigen Merkmale des Fisches stimmten mit der mittleren Norm der Laichfische überein. Jedoch war

Abb. 49.
Stadium IV.
Darmtractus mit Anhangdrüsen eines Laichlachses. Die Gallenblase ist prall mit Sekret gefüllt, aber stark verkleinert.

die Gallenblase nicht typisch geschrumpft. Wohl war sie gleichmässig verkleinert, etwa auf einen Drittel ihres Funktionsvolumens, welches auf Grund der Vergleichsfische leicht ermittelt werden konnte. In der Blase befand sich nun auffallend reichlich angesammeltes Gallensekret. Gallensäuren waren nur in Spuren vorhanden und die Galle selbst noch verhältnismässig dünnflüssig. Das Fehlen der Gallensäuren gehört, wie wir auch an diesem Falle sehen können, zu den Gesetzmässigkeiten der Synchoniephase. Der Allgemeinzustand der Gallenblase erinnert an den 1934 untersuchten „Hungerlachs“ aus dem Helgoländer Aquarium,

der ebenfalls eine verkleinerte, aber prall gefüllte Gallenblase hatte.

Der zweite Ausnahmelachs, ebenfalls ein weiblicher Fisch, wurde direkt auf seiner Laichgrube unterhalb von Kleinkembs am 12. Dezember 1936 gefangen und hatte erst zur Hälfte abgelaicht. Dieser sehr späte Laichfisch hatte eine verkleinerte Gallenblase von Himbeergrösse, die vollständig schwarz-grün war. Der Gallenblasenhals, wie auch ihr Korpus, waren total atrophiert, sodass nurmehr der Fundusteil ein prall gefülltes Bläschen darstellte. Der äussere Aspekt erinnerte wiederum an die Gallenblasen der „Hungersalmoniden", mit dem wesentlichen Unterschied jedoch, dass auch im Falle dieses Lachses nur der Fundusteil der Blase gefüllt war, während der übrige Körper der Gallenblase zu einem unwegsamen Gange atrophiert war.

Auch diese letzteren Fälle zeigen deutlich, dass das Phänomen der Schrumpfung ausnahmslos für alle Rheinlachse gilt und dass es sich selbst in den Fällen, wo aus irgend einem Grunde das Gallensekret zum Teil in der Blase zurückgehalten wird, um eine ausgesprochene gesetzmässig verlaufende Atrophie handelt.

Das Verhalten der Gallenblase zeigt besonders schön den rhythmischen Phasenwechsel des Lachses. Die beiden Extremzustände der Gallenblase gehen weit über das Mass gewöhnlicher Ausdehnungs- und entsprechender Kontraktionslagen hinaus. Auch die sogenannte Ruhephase der synchonischen Gallenblase stellt eine aktive Form dar. Die Zystenbildungen sind normale Erscheinungen, da sie wieder vollständig rückgängig gemacht werden. Sie sind der Ausdruck dafür, dass die Atrophie der Blasenwand nicht unbeschränkt weitergehen kann, sondern dass die Schleimhaut funktionell zu gewissen beschränkten Ausdehnungen fähig ist. Dieselben werden gleichsam als Widerstand gegen eine disharmonische Atrophie in örtlichen Schleimhautwucherungen hervorgetrieben. Wenn man nicht gänzlich auf eine Deutung dieser eigenartigen Synchonieveränderung verzichten will, so können wir in ihnen kompensatorische Einrichtungen des Schrumpfungsprozesses sehen, die den entgegengesetzten „Normalzustand" vorbereiten, eine Deutung, der L. Aschoff ebenfalls in vollem Umfange beigestimmt hat.

Tabelle 6.

Analyse des Gallensekretes.

Stadium	Stickstoff in mgr %	Stickstoff in mgr % nach Enteiweissen	Differenz berechnet als Eiweiss in %	Gallensäure (Pettenkofer)	Cholesterin (Lieberm.-Butchard)	Gallenfarbstoffe (Biliverdin)
I.	585–632	516–578	0,32–0,41	+++—+++	+ —	+ - +
II.	570–602	480–512	0,3–0,35	++	+ —	+++
III.	518–540	465–473	0,37	+ —	—	++ +
IV.	509–532	?	?	—	—	++ +
V.	?	?	?	++	+ —	+++

Die von Dr. A. Zeller an der Physiologisch-Chemischen Anstalt der Universität Basel durchgeführte Untersuchung des Gallensekretes ergab, dass es sich beim Gallenfarbstoff des Lachses zur Hauptsache um Biliverdin handelt. Mit Sicherheit konnte das sogenannte grüne Hämin ausgeschlossen werden. Das Absorptionsspektrum wurde in wässeriger Lösung im Sichtbaren mit dem Augenphotometer gemessen (Cuvette ½ cm). Es zeigte sich eine Zunahme der Extinktion von Rot zu Violett. Ein scharfer Knick befand sich bei logarithmischer Auftragung zwischen 500 und 550 μ.

4. *Die synchonische Hyperämie und Anämie.*

F. Miescher hat nachgewiesen, dass die Milz des Rheinlachses zur Laichzeit ausserordentlich verkleinert ist und vollständig anämisch wird, während dasselbe Organ beim Salmstadium gewaltig anschwillt und nicht selten das 20-fache der kleinsten Milzvolumen erreichen kann. Dies Extremverhalten gilt vor allem, wie wir hier ergänzend bemerken müssen, für die männlichen Lachse, bei welchen sich die Milz im ganzen als variabler und in ihrem Hyperämie- und Anämie-Verhalten weit unregelmässiger erwiesen hat als bei den weiblichen Lachsen. Aber auch bei den letzteren fand schon Miescher im Juli und August mit ziemlicher Regelmässigkeit vergrösserte und hyperämische Milzen. Jedoch hat bereits Miescher nachweisen können, dass schon zu Anfang Mai starke Hyperämiemilzen auftreten können und dass auch manchmal Lachse, welche Anfang August gefangen wurden, nur

gering durchblutete Organe besitzen können. Bevor wir unsere ergänzenden Befunde vorlegen wollen, müssen wir zunächst die Voraussetzungen kennen lernen, welche notwendig sind, damit an der Milz überhaupt solch tiefgreifende äussere Veränderungen ablaufen können, die den Eindruck relativ ungebundener oder wie wir sehen werden, sogar krankhafter Entwicklung machen. Die Veränderungen der Milzstruktur, das wollen wir bereits hier feststellen, beschränken sich auf die allgemeinen anatomischen Elemente und zeigen eine durchaus normale Erscheinung.

Die Histologie hat in der Milz des Lachses ein Organ ermittelt, welches gegenüber der Milz der meisten Poikilothermen und vor allem der Homoiothermen nicht nur als ein einfacheres Organ angesprochen werden kann, sondern als das typisch reine Milzgebilde. Fehlen doch vor allem die Lymphknoten, die akzessorischen Malpighi'schen Follikel, ferner muskulöse Balkeneinrichtungen und ebenfalls sämtliche komplizierten Gefässeinrichtungen. Somit besteht die Lachsmilz aus einem einheitlich gebauten System von Scheidewänden, von Bindegewebsfächern, in welchen das eigentliche Milzgewebe eingeschlossen ist. Dieses ist ein verhältnismässig grobes Retikulum mit zahlreichen Rundzellen. Die bindegewebige Kapsel, die das ganze Gewebe umschliesst, ist ausserordentlich dünnwandig und wird uns später noch zu beschäftigen haben. Das Bindegewebe der Lachsmilz besteht, wie wir nachweisen konnten, aus kollagenen Fasern. Auffallend sind besonders mächtig entwickelte Gefässwandungen der Arterien, was besonders deutlich hervortritt, da neben diesen Muskelfibrillen sowohl in der Milzkapsel, wie auch in den Zwischenwänden der Milzläppchen alle übrigen Muskelelemente, wie gesagt, fehlen. Häufig trifft man auch in hochgradig blutleeren Milzen einzelne Fächer prall mit roten Blutkörperchen angefüllt. So fanden wir mehrmals auch bei den kleinsten anämischen Milzen winzige und tief dunkle Knötchen, welche an der Milzoberfläche hervortreten, und die jeweils einem einzelnen Milzfache entsprechen, dessen feines Netzwerk dann prall mit Erythrozyten angefüllt ist. Durch diese auffallende Tatsache, wird eine territorial verschiedene Blutverteilung innerhalb des Milzkörpers wahrscheinlich gemacht.

Diese allgemeinen Feststellungen, die sich mit der ersten Darstellung, die Miescher gegeben hat, decken, zeigen vor allem, dass die Milz des Lachses in struktureller Hinsicht ein typisches

Speicherorgan für grosse Blutmengen darstellt. Sie ist in hohem Masse geeignet, als eigentlicher Blutschwamm zu dienen, ohne dass eine starke Zunahme von Milzgewebeelementen notwendig wäre. Dass aber eine solche Zunahme doch stattfindet, werden wir im Zusammenhang mit der sogenannten „Auflösung" der Salmmilz darlegen. Wir werden auch sehen, dass auf die maximal anämischen Laichlachsmilzen wieder erneut vergrösserte Hyperämiemilzen folgen können und zwar in einem Zeitraum von nur wenigen Wochen, was für die enorme Leistungsfähigkeit dieses Organs spricht. Dass es sich bei diesen Verhältnissen nicht um bloss individuelle Verschiedenheiten des betreffenden Organs handelt, zeigt am deutlichsten die abweichende Struktur der hyperämischen Milz, deren Merkmal besonders schwach oder stark blutgefüllte, knötchenartige Erhebungen sind, wie sie regelmässig in Form einer perlschnurartigen Reihe die ganze Konvexseite der Milz besetzt halten. Ausser dieser Längsreihe von Knötchenbildungen kommen grössere und kleinere davon auch an den kantigen Rändern des gesamten Organs vor. Mit ihnen zusammen sind aber auch blättchenartige Erhebungen in kleinen Gruppen über den grössten Teil der Milzoberfläche verstreut. Typisch sind besonders für die stärksten Hyperämiemilzen zusammengedrängte Anhäufungen von schwarz glänzenden Anschwellungen. Miescher glaubte nachgewiesen zu haben, dass die „Milzknoten" nur dann auftreten, wenn das ganze Milzgewebe stark mit Blut überfüllt ist. Wir selber haben aber auch bei den Meerlachsen mit nur schwach durchbluteten Organen dieselben Bildungen mehrfach beobachten können, was zwar nicht ausschliesst, dass die Blutspeicherung die eigentliche Veranlassung zu diesen Bildungen ist. In den Fällen, wo diese „Milztumoren" am stärksten ausgebildet sind, d.h. beim Vorhandensein einer maximalen Milzanschwellung, konnten wir auch regelmässig eine Hyperämie des Enddarms nachweisen. Die strenge Gleichzeitigkeit von Milzhyperämie und Darmhyperämie konnte vor allem bei den grössten und schwersten Salmen beobachtet werden.

Die Beziehung, die zwischen beiden Hyperämiezentren besteht, wird durch den Vergleich des Stadiums I und Stadiums IV klar werden. Eröffnet man einen Fresslachs, so findet man die Milz als ein dunkelrotes, relativ stark hyperämisches Organ dem Mitteldarm im letzten Leibeshöhlendrittel anliegend. Der Darm selbst

erscheint im Querfaltenabschnitt besonders stark gerötet und erweist sich auch auf Schnitten stark durchblutet, was im Vergleich mit einem funktionellen Forellendarm besonders auffällt, bei welchem man bei einer ähnlichen Blutfüllung und Rötung auf eine Entzündung schliessen müsste. Diese Darmhyperämie, welche sowohl die inneren wie auch die äusseren Gefässe des Darmtraktus

Abb. 50.
Stadium I.
Die stark ausgeprägten Darmgefässe sowie die Vergrösserung der Milz sind Merkmale für die besondere Hyperämie beim Fresslachs.

betrifft, scheint zusammen mit der stärkeren Milzdurchblutung ebenfalls auf eine gesteigerte Verdauungstätigkeit hinzuweisen (vgl. Abb. 50).

Dobson (1831) hat zum ersten Mal Milzanschwellungen während der Verdauungsphase beschrieben, die gleichfalls auf vermehrter Blutfüllung beruhten. Im Gegensatz zum Milzzustand von Stadium I und in gewissem Sinne auch von Stadium IV, der sicher zum Teil auch einen Ausdruck für die Verdauungstätigkeit darstellt, muss aber der Zustand der Hyperämiemilz in der Synchoniephase zu einem anderen Organsystem in Beziehung gesetzt werden, da ja irgend welche Verdauung hier ganz ausser Betracht fällt. Diesen Sachverhalt hat ja eben Miescher eingesehen und deshalb

die Volumenveränderung der Milz mit dem Wachstum der Gonaden auf Kosten der Seitenrumpfmuskulatur in Beziehung gesetzt. Nun haben wir aber gewichtige Tatsachen, welche uns nötigen, sowohl die Bedeutung der Milzhyperämie wie auch der intestinalen Hyperämie als über die Sexualfunktion hinausreichend zu sehen, während Miescher dieselbe vielleicht doch etwas einseitig als den beherrschenden Faktor herausgehoben hat.

Abb. 51.
Stadium V.
Fall einer hyperämischen Milz beim verlaichten Lachs in halber natürlicher Grösse.

Wir konnten bereits bei der Behandlung der Gallenblasenveränderung auf die Phase hinweisen, wo schon am Ende der eigentlichen Synchonie die Periode der äusseren Ernährung wieder vorbereitet wird. Für die Milz gilt nun ein ganz ähnliches Verhalten, indem sie nach der maximalen Anämie wieder erneut hyperämisch wird und zwar zusammen mit dem Darm. Die Milz dieser fast reinen Selbstzehrungsphase kann, wie die Abbildung 51 zeigt, weit über die Hyperämie des Fresslachses hinausgehen. Diese Verhältnisse, welche von Miescher selbst nie verfolgt worden sind, müssen aber ganz besonders gewürdigt werden, da das Organ unseres Stadiums V nicht mehr im Dienste des Gonadenaufbaues steht. Zugleich liefert Stadium V den Beweis, dass die Milz- und Darmhyperämie nicht bloss die Fressphase wieder vorbereitet, so wie das etwa die Sekretion der Galle tut, sondern dass sie darüber hinaus wieder in einem neuen Sinne funktionell ist und zwar rein in Richtung der inneren Ernährung.

Die Variationsbreite des Blutfüllungszustandes der Milz zwischen Stadium I und Stadium IV ist so gross, dass man zunächst geneigt ist, zu zögern, auch hier die strenge Stadiengliederung durchzu-

führen. Wenn wir uns aber bewusst bleiben, dass die Stadieneinteilung einfach ein Hilfsmittel ist, um einen typischen und hervorstechenden Komplex von Merkmalen, die einen Funktionszusammenhang besitzen, darzustellen, so lassen sich auch die Abweichungen von der Norm des Milzverhaltens unschwer in den einzelnen Stadien unterbringen.

Betrachten wir, nachdem wir mit den auffälligsten Einzelheiten der Milzveränderung vertraut sind, dieselben nochmals im Zusammenhang mit den morphologisch erfassbaren Erscheinungen des Phasenwechsels, die uns besonders beschäftigt haben. Auf die, wie wir gesehen haben, stets vergrösserte „Verdauungsmilz" folgt beim Stadium II, welches wir an 19 Wintersalmen, die in den Monaten Januar, Februar und März in Hardinxveld gefangen wurden, beobachteten, eine auffällige Verkleinerung des Organs. Das Zurückgehen des Milzvolumens um ein Drittel konnten wir als regelmässige Erscheinung festhalten. Selbst in einem einzigen Fall, bei dem die Milz wohl um die Hälfte verkleinert war, konnte keine Anämie beobachtet werden, welche an den Anämiezustand des extremen Synchoniestadiums erinnert hätte. Immerhin sind die blutarmen Milzen in der ersten Synchoniephase den Milzen der vollreifen Lachse bereits vergleichbar. Das Stadium II ist ferner durch eine weitere Tatsachenreihe ausgezeichnet. So fällt das Andauern der Schleimhauthyperämie im Querfaltendarm auf. Trotz des starken Rückgangs der Blutfüllung in der Milz besteht die intestinale Hyperämie weiter, ein Zeichen dafür, dass beide Hyperämiezentren weitgehend unabhängig voneinander sind. Ferner können wir beim Stadium II besonders gut sehen, dass die Hyperämien nicht strikte abdominal sind, wie Miescher geglaubt hat, sondern dass es Zentren der Blutfüllung gibt, welche wandern können und unter sich in einem funktionalen Zusammenhang stehen. Miescher beobachtete, dass bei weiblichen Lachsen, welche in der Gegend von Basel zwischen Mitte September und Mitte Oktober gefangen wurden, eine starke Blutfüllung der zuführenden Ovarialgefässe stattfindet. Wir heben hervor, dass dieser Zustand, welcher recht eigentlich den Übergang vom Salmstadium zum Laichlachsstadium repräsentiert, charakterisiert ist durch den rapid voranschreitenden Anämieprozess der Milz. Das Ovar stellt während der letzten Phase der Ausreifung ebenfalls ein Zentrum der Blutfüllung dar, welches gleichwertig ist mit der linealen und

intestinalen Hyperämie. Auffallenderweise liegt das erste synchonische Hyperämiezentrum beim Stadium II im Gebiet der Leber. Die Pfortader und ihr spezialisiertes Venensystem, welches innerhalb des Appendiceskomplexes liegt, fällt durch starke Blutfüllung auf. Wenn wir die Blutansammlung in der Wand des letzten Rumpfdarmabschnittes als einen nachwirkenden Zustand der Fressphase auffassen können, so muss zweifellos die jetzt vermehrte Durchblutung des Leberkreislaufes als etwas Neues und Besonderes aufgefasst werden, wenn wir das erste Synchoniestadium mit dem Stadium I vergleichen. Ohne dass wir die Bedeutung dieses Verhaltens mit unserer morphologischen Methode erklären können — da man hier nur von der physiologischen Seite her weiterkommen kann —, begnügen wir uns mit der Feststellung eines ersten Hyperämiezentrums im Portalkreislauf. Der Kreislauf des Verdauungsschlauchs zeigt ebenfalls ein stadienrhythmisches Verhalten.

Die Tatsache der Verschiebung der Hyperämiezentren beleuchtet sehr deutlich die ihr übergeordnete Tatsache des Phasenwechsels. Zwischen den Milzen bei den männlichen und weiblichen Lachsen bestehen, was den Zeitpunkt und die Häufigkeit des An- und Abschwellens des Organs anbelangt, verhältnismässig beträchtliche Unterschiede. Zunächst sind die Milzen bei den männlichen Lachsen öfters in geringerem Masse vergrössert als bei den weiblichen Fischen und zudem tritt die Milzhyperämie bei ihnen zuweilen schon am Ende des Stadiums II auf und bleibt bis an das Ende des Salmstadiums bestehen, oder aber sie tritt nach einer kurzen anämischen Zwischenperiode am Ende des Salmstadiums ein zweites Mal und dann in verstärktem Umfange auf. Man ist leicht geneigt, bei der Betrachtung des männlichen Milzverhaltens an regelwidrige Verhältnisse zu denken. Bei den weiblichen Lachsen wird die Milz sicher nur ein einziges Mal hyperämisch. Nun müssen wir aber bedenken, dass Wachstum und Reifung der Ovarien bei weitem den grösseren und gewichtigeren Stofftransport darstellt als die Bildung und Reifung der Hoden. Wir wissen auch, dass das Wachstum des Ovars beim Lachs gleichmässig und konstant vor sich geht, was, wie wir glauben, sich auch in entsprechendem Verhalten der Milz wiederspiegelt. Während die männlichen Lachse, hinsichtlich der Gonaden quantitativ zweifellos eine geringere physiologische Leistung vollbringen als die weiblichen Lachse, so dürften doch einige Leistungen des männlichen Lachs-

körpers die Hilfseinrichtungen der Milzhyperämie bezw. -Anämie extremer, weil öfters, spontan beanspruchen, als jene der Weibchen. Diese Leistungen, von denen wir im folgenden zu berichten haben, betreffen in erster Linie den Bewegungsapparat und das Orientierungssystem.

Die spezifisch männliche und gesteigerte Leistung fällt in die Brunstperiode. Am dritten und 4. September 1936, also zu einem Zeitpunkt, wo die Ausbildung der Geschlechtsprodukte in die letzte Phase der Reifung eingetreten ist, konnten wir unterhalb von Istein männliche Lachse beobachten, die hochgradig brünstig waren und sich während 1½ Stunden fortgesetzt im Kreise jagten und dabei mehrmals sprangen. Zufälligerweise konnten wir in der Nacht vom 4. auf den 5. September einen sechsjährigen männlichen Lachs von 93 cm Körperlänge und 6,5 kg Gewicht in Istein fangen, der eine hyperämische Milz mit besonders reichlicher Knötchenbildung besass. Miescher hatte seinerzeit rein intuitiv und beiläufig die Vermutung ausgesprochen, dass zwischen dem Brunstzustand und der Milzknötchenbildung möglicherweise ein Zusammenhang bestehe. Die zur Untersuchung gelangten männlichen Milzen des späten Salmstadiums, die sich also unmittelbar vor der Vollreife des Lachses befanden, waren durch vermehrte Knötchenbildung ausgezeichnet. Die Frage bedarf aber noch weiterer sorgfältiger Prüfung, besonders nachdem wir bei Fresslachsen der Frühjahrsfangperiode 1938 in der Ostsee ebenfalls Milzen fanden, welche auf ihrer Konvexseite in Reihen angeordnete Milzknoten aufwiesen. Immerhin zeigten diese Milzen, und zwar nur bei männlichen Lachsen, ausser einer Hauptreihe von Knoten, keine anderen über den Milzkörper wahllos verstreuten Miescher'schen Tumoren, wie sie für das späte Stadium III so typisch sind. Auch bei den in unserem Lachsbassin im Rhein gehaltenen männlichen Lachsen, die der Bruntsphase angehörten, konnten wir neben stark ausgebildeten Tumoren solche von fast verschwindender Grösse beobachten, sodass die Möglichkeit einer Beziehung zwischen sexueller Erregung und Milztumoren tatsächlich eine offene Frage bleibt. Der Wechsel von Erregung und Ruhe der männlichen Lachse ist uns immer aufgefallen. Jedenfalls zeigte das Instinktverhalten ebenso wie das Organverhalten Schwankungen, welche bei den weiblichen Lachsen nicht in ähnlichem Masse in Erscheinung traten. Dass hier eine Gesetzmässigkeit vorliegt und keine Zufällig-

keit, geht ebenfalls aus den Veränderungen des männlichen Schädels hervor, denen bei den weiblichen Lachsen nur geringfügige Veränderungen entsprechen, wie TCHERNAVIN nachgewiesen hat. Auch in dieser Hinsicht zeigen die Männchen ein bedeutend labileres Organverhalten als die physiologisch-quantitativ stärker beanspruchten und in dem Geschlechtszyklus vielleicht gleichmässiger eingespannten weiblichen Lachse.

Will man nicht von vornherein darauf verzichten, die häufigen Divergenzen, welche wir bei den männlichen Lachsen gefunden haben, im Zusammenhang der beiden Geschlechtern zukommenden Synchonie zu beurteilen, so sind wir vorderhand einfach gezwungen, solche typischen Sonderheiten eines Organs mit entsprechenden Sonderheiten des Verhaltens in Beziehung zu bringen.

Wenn wir mit Nachdruck die Abweichungen des Milzverhaltens der späten männlichen Salmstadien hervorhoben, so geschah es vor allem um der Gefahr der Simplifikation unserer Stadien zu entgehen und um die wirklichen Verhältnisse in ihrer Mannigfaltigkeit zu erfassen.

Der Geschlechtsdimorphismus der Milz beweist vor allem die eine Tatsache, dass zwischen den Gonaden und der Hyperämie eine strenge Korrelation besteht.

Was nun die Funktionsdauer der einzelnen Hyperämiezentren anbelangt, so konnten wir zu ihrer Bestimmung nur wenige Anhaltspunkte ermitteln. Besonders gilt dies für das Hyperämiezentrum des Portalkreislaufes. Bei einem weiblichen Salm, der am 15. April 1934 bei Basel gefangen wurde, waren das Gefässsystem der Leber und die Gefässe zwischen den Divertikeln nicht mehr hyperämisch. Der vierjährige Fisch hatte eine Körperlänge von 83 cm und ein Körpergewicht von 8,5 kg. Er war, wie aus diesen Zahlen hervorgeht, noch ausserordentlich fett. Auch hatte er nur gering entwickelte Eierstöcke: Reifegrad I bis II. Auffallend war die starke Blutführung der Vena subintestinalis und der quer anastomosierenden Gefässe, welche über den Querfaltendarm verlaufen. Die Blutgefässe, welche die Beckenregion versorgen, waren ebenfalls stark hyperämisch, sodass beim Durchschneiden der Beckenregion ein ganz enormer Blutaustritt zu beobachten war. Es schien, dass auch diese Blutverteilung ein weiteres Hyperämiezentrum verwirklichte. Demzufolge wäre das portale Hyperämiezentrum aufgehoben worden und hätte sich abdominal

verschoben, um ein weiteres Hyperämiezentrum auszubilden. Es war uns unmöglich, diese Verhältnisse genauer zu prüfen. Erstens einmal aus Mangel an Material und zweitens aber auch, weil die

Abb. 52.

Stadium IV.

Querfaltendarm mit Mesenterien und Gefässen beim Laichlachs in seiner typischen Verspannung. Die Abbildung zeigt deutlich, dass diese Region mit ihren reichverzweigten und anastomosierenden Gefässen eine geeignete strukturelle Grundlage für Hyperämieprozesse bildet.

Gefässe der frühen Synchoniestadien zum grössten Teil vollständig von Fettgewebe umscheidet sind. Die strukturellen Grundlagen für die intestinale Hyperämie sind deshalb, wie die Abbildung 52 zeigt, vor allem im Stadium IV nachzuweisen. Es handelt sich

bei der Abbildung um die Gefässversorgung des Querfaltendarms. Wir sehen deutlich, dass die Gefässe durch eine Anzahl stark ausgeprägter Queranastomosen und durch ihre reiche Verzweigung ein zusammenhängendes Netz bilden, welches ein besonders geeignetes Reservoir für grössere Blutmengen ist.

F. Miescher hatte wiederholt auf die auffällige Rötung der Darmwand bei den Salmen hingewiesen, ohne aber diesem Sachverhalt eine grössere Bedeutung zuerkennen zu wollen. Betrachten wir aber die folgenden Abbildungen 53 und 54, so scheint es uns im Gegenteil geboten, die starke Durchblutung der Darmwand selbst entsprechend zu würdigen. Wir sehen, dass besonders die Gefässe zwischen Muscularis und Tunica propria die stärkste Füllung aufweisen zu einem Zeitpunkt, wie wir nochmals betonen, wo die Schleimhaut nicht mehr funktionell ist. Die Darmwand dient also mit dieser Blutfüllung einer vollständig neuen Funktion, die derjenigen der Milz in Hinsicht der Blutspeicherung absolut gleichzustellen ist. Schnitte durch den aktiven Darm lassen einen wesentlich anderen Typus der Durchblutung erkennen. In der Darmwand des Fresslachses sind es vor allem die kleinsten Gefässe im subepithelialen Bindegewebe, welche prall mit roten Blutkörperchen gefüllt sind. In der Darmwand des Salmstadiums hingegen sind es jeweils die grösseren Gefässe und dann auch vor allem, wie wir auf den Abbildungen deutlich sehen können, die Gefässe zwischen Ring- und Längsmuskulatur und namentlich auch innerhalb der Subserosa. Die Art der Blutverteilung innerhalb der Darmwand beweist die Sonderstellung der synchonischen Darmhyperämie.

Unsere bisherige Darstellung bliebe äusserst lückenhaft, wenn wir nicht noch anschliessend den Vorgang der Anämie, der ja streng mit der Hyperämie gekoppelt ist (Kompensationsmechanismus), berücksichtigen wollten. Vergleichen wir Darmquerschnitte des Stadiums III und IV, Abbildungen 53, 54, 55 mit 56, so sehen wir, dass die einander direkt folgenden Extremzustände gleichsam wie Systole und Diastole zusammenwirken. Die Blutfüllung der Milz kann, wie besonders deutlich bei den männlichen Lachsen beobachtet werden konnte, vorübergehend maximale Ausmasse annehmen und scheint gerade dadurch besonders zu intensiveren Leistungen befähigt. Der Prozess der wechselnden Blutverteilung ist nicht von mechanisch abgemessener

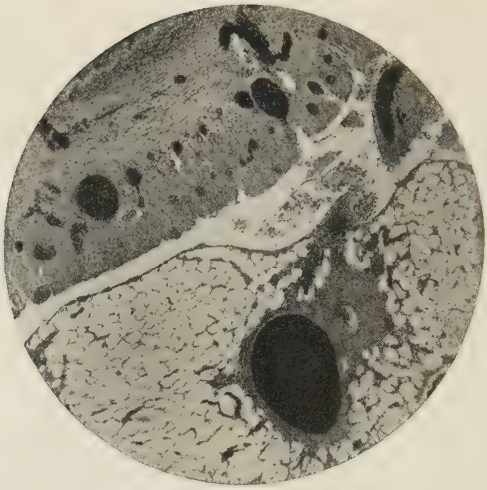

Abb. 53.
Stadium III.

Mikrophotographische Aufnahme eines Querschnittes durch den Darm und das Fett-Pankreasgewebe. Man erkennt die auffallende Blutfüllung der Gefässe zwischen Ring- und Längsmuskulatur, wie auch innerhalb des Fettkörpers.

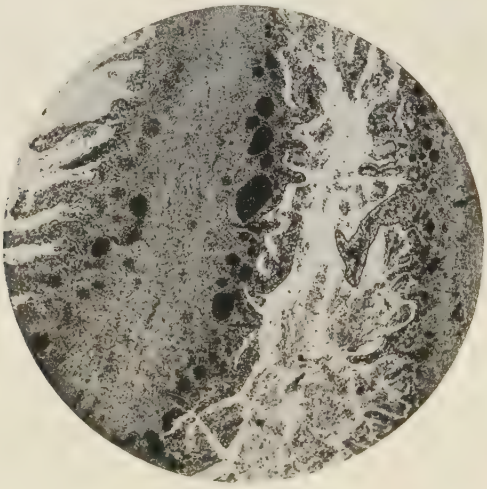

Abb. 54.
Stadium III.

Mikrophotographische Aufnahme eines Querschnittes durch den Querfaltendarm. Besonders innerhalb der Submucosa befinden sich die stärksten blutgefüllten Gefässe. (Das Fehlen des Epithels auf unserer Abbildung ist ein Kunstprodukt.)

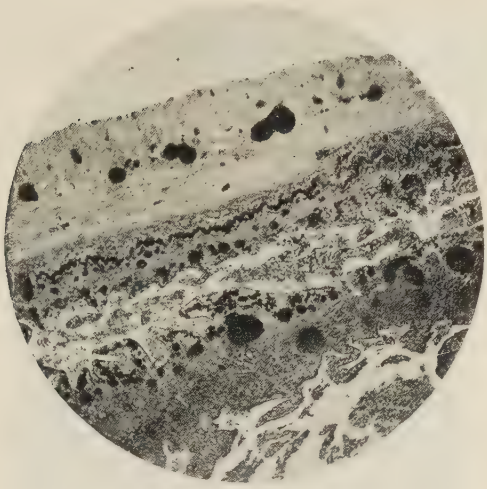

Abb. 55.

Stadium III.

Mikrophotographische Aufnahme eines Längsschnittes durch das Darmende des Salms. Man sieht deutlich die starke Blutfüllung innerhalb der Submucosa und Muscularis.

Abb. 56.

Stadium IV.

Mikrophotographische Aufnahme eines Querschnittes durch den entsprechenden Darmabschnitt beim Laichlachs. Die blutleeren Gefässe zeigen die hochgradige Anämie der Darmwand an.

Gleichmässigkeit, sondern zeigt starke Schwankungen bei sämtlichen Lachskategorien, wie auch bei den einzelnen Individuen. Die enormen Blutmengen, welche in den „Schwammsystemen" von Milz und Darm gespeichert werden, können keine andere Bedeutung haben als die Erzwingung kompensatorischer Anämien in anderen

Abb. 57.
Stadium IV. ♂ Laichlachs-Situs.
Geronnenes Blut und aufgelöste Milzlappen bilden einen zusammenhängenden Komplex.

Organen. Noch einmal stellen wir ausdrücklich fest, dass das synchonische Verhalten des Lachses auch hinsichtlich der Milz unsere Vorstellung vom normalen und nicht pathologischen „Hungerprozess" bestätigt. F. Miescher hat in diesem Punkte bereits richtig gesehen, wenn ihm auch folgende bedeutsame Beobachtung entgangen ist.

Bei der Eröffnung der Laichlachse, vor allem der männlichen Fische, stösst man regelmässig auf gewaltige Ansammlungen von

Blutkoagula, welche im hinteren Abschnitt der Leibeshöhle frei dem Darm und den Gonaden entlang liegen. Es handelt sich um 3—4 cm breite, häufig bis zu 1 cm hohen und öfters sogar bis zu 30 cm langen, kantigen und bandartigen Gebilden, welche durch ihre typisch geformte Gestalt auffallen (vgl. Abb. 57 u. 58). Die

Abb. 58.

Stadium IV. Situs des ♂ Laichlachses.

Zwischen den Spermidukten ist deutlich ein von der Milz losgelöster, länglicher Lappen zu erkennen, der kaudalwärts mit dem übrigen abgestossenen Milzgewebe zusammenhängt. Das beim Aufschneiden des Fisches geronnene Blut ist deutlich an der matten Tönung zu erkennen.

folgende Abbildung 59 zeigt den Schnitt durch einen solchen „Blutlappen", der sofort nach dem Töten des Lachses fixiert worden ist. Bei der Eröffnung der Leibeshöhle strömte jeweils, besonders nachdem die Beckenregion durchschnitten war, reichlich Blut aus, welches auffällig rasch gerinnen konnte. Während nun aber die Milz sich im Zustande scheinbar beschleunigter Verkleinerung befand, und somit, verglichen mit den stark durchbluteten

Salmmilzen, verhältnismässig stark anämisch geworden war, fiel es auf, dass einige der freileigenden Blutbänder auffallend schön in gewisse lappige Einkerbungen des Milzkörpers passten. Unsere Abbildung zeigt nun auch deutlich, dass es sich bei einem Teil dieser Bänder um regelrechtes Milzgewebe handelt. Die Milz hat die Fähigkeit, ganze Körperlappen frei in die Leibeshöhle abzustossen, zusammen mit beträchtlichen Blutmengen. Ein Milzverhalten, welches in nichts mehr einen Vergleich mit Homoiothermen aushalten kann, offenbar ein Unikum darstellt, und das

Abb. 59.
Stadium III—IV.
Mikroskopische Aufnahme eines Schnittes durch die „Blutkoagula". Die Bildung zeigt das Vorhandensein von Blutgefässen und zerfallendem Milzgewebe.

von uns nun tatsächlich nur noch unter dem Gesichtspunkte des Phasenwechsels als normal beurteilt werden kann.

Die Deutung dieser eigenartigen Erscheinung ist uns gelungen, nachdem wir die späten Hyperämiemilzen der Salme genau kannten. Wir fanden bei Lachsen des Stadiums III, bei denen die Milz die gesamte Mitte, also einen Drittel der Leibeshöhle ausfüllte, bei denen ferner der extreme Blutfüllungszustand bereits überschritten war, einen eigenartigen Auflösungszustand des Organs. Viele

Buchten, Furchen und Spalten griffen tief in den Milzkörper ein, sodass es vollständig unmöglich war, dass diese brüchigen und mit dünnen Brücken verhängten Milzlappen nochmals resorbiert und in den Hauptteil des Milzkörpers eingezogen werden konnten. Sobald wir diese anhängenden Lappen nur leicht berührten, fielen sie ab und lagen dann genau so wie die sogenannten „Blutklumpen" mit ihren zum Teil scharfen Milzkanten frei in der Leibeshöhle (Abb. 60). Weiter heben wir hervor, dass die Salmmilz auf dem späteren Stadium III regelmässig einen brüchigeren Charakter hat als zu Beginn der Hyperämie. Damit zeigt sich nun, dass die Milz beträchtliche Teile ihres Speicherblutes aus sich entlassen kann, indem sie einige ihrer losen Lappen abstösst, und dass so nicht mehr alles Blut in den Kreislauf zurückströmen kann. Miescher, der diese Verhältnisse nicht beobachtet hat, war wohl als Mediziner gar nie auf ein derartig eigenartiges Verhalten gekommen und zudem durch den Widerstand, der seiner Darlegung des Milzverhaltens auf dem Berliner Physiologenkongress 1897 entgegengebracht worden ist, selbst zur äussersten Skepsis gestimmt worden.

Die gallertige und äusserst schwammig-brüchige Hyperämiemilz steht in krassem Gegensatz zu den kompakten und

Abb. 60.
Stadium III—IV.
Dorsalansicht einer späten Salmmilz. Der Auflösungszustand des Organs ist deutlich bemerkbar an den beiden linkshängenden Milzlappen, wie auch an der starken Durchschnürung in der mittleren Region des Milzkörpers. Die Milztumoren sind teilweise bereits zurückgebildet.

elastischen Organen, welche wir bei den Laichlachsen finden. Dieselben erinnern wenigstens in ihren äusseren Proportionen vollständig an die jugendlichen Milzen bei den Salmlingen. Auch in dieser Hinsicht stellen wir eine gewisse morphologische Ähnlichkeit von Stadium 0 und Stadium IV fest.

Wir betonen, am Ende der Darstellung der Milzverhältnisse angelangt, dass wir hier nicht die Physiologie der Milz in einigen Phasen zu klären versucht haben, sondern dass wir damit einzig beabsichtigt haben, das stadienrhythmische Verhalten dieses Organs klar aufzuzeigen.

5. *Das Pankreas.*

G. L. Gulland hat bei seinen schottischen Lachsuntersuchungen das synchonische Verhalten des Pankreas beschrieben. Er betonte, dass die Bauchspeicheldrüse bei den verschiedenen Individuen grosse Schwankungen hinsichtlich ihrer Ausdehnung aufweise und dass sie vor allem bei vielen Laichlachsen überhaupt nicht mehr nachzuweisen sei. In den Fällen, wo sie aber gefunden worden war, sollen die Zellen zusammengeschrumpft gewesen sein und keine Sekretgranula mehr enthalten haben.

Wir müssen nun Gulland gegenüber feststellen, dass das Pankreas des Lachses in allen Stadien des Lebenszyklus vorhanden ist; nur muss man zur sicheren Bestimmung der Ausdehnung dieses Organs den gesamten Darmtraktus zerlegen, da der diffuse Charakter des Lachspankreas ausserordentlich gesteigert ist und da zudem die Pankreassubstanz nur in den späteren Synchoniephasen makroskopisch sichtbar ist, indem sie vollständig vom Fettgewebe umgeben wird. Dieser Sachverhalt, der bereits für das Stadium 0 gilt, ist mit schuld, dass man den Lachsen wiederholt ein echtes Pankreas abgesprochen hat. Bekanntlich haben bis in die neuere Zeit hinein verschiedene Autoren, gestützt auf das „Fehlen des Pankreas", den Appendices intestinales Pankreasfunktion zuschreiben wollen.

Die Muscularis der Divertikel wird an einzelnen Stellen von bindegewebigen Zügen durchbrochen, innerhalb deren Gefässe und Pankreassubstanz liegen. Die Serosa des Darmes zieht sich in ihrer typischen, einschichtigen Lage über den gesamten Komplex von Fett- und Pankreasgewebe hinweg.

Die stadienmässige Schilderung des Pankreas muss im Zusammenhang mit der Histologie des Fettkörpers behandelt werden.

Wir haben es vorgezogen, den Fettkörper selbst rein morphologisch zu erfassen, da er oberflächlich genügend sichtbar ist und im Merkmal der Massigkeit einen klaren Aufschluss für das stadienrhythmische Verhalten darbietet. Unsere Analyse hat nun ergeben, dass das gesamte Pankreas topographisch in drei mehr oder weniger zusammenhängende Regionen zerfällt, die sich weitgehend mit den einzelnen Komplexen des Fettkörpers decken. Nur der am Fundus anhängende Fettlappen ist vollkommen frei von Pankreasgewebe. Die diffus verteilte Drüsensubstanz liegt in den fetterfüllten Mesenterien und längs den Wurzeln, bzw. Zweigen der Portalgefässe und der Vena subintestinalis ausgebreitet. Wir unterscheiden eine erste Pankreasregion, welche sich zwischen dem absteigenden und aufsteigenden Magenschenkel ausdehnt. Die zweite und stärkste Ansammlung von Pankreasgewebe liegt zwischen den Insertionsstellen der Divertikel und zwar vor allem innerhalb der tiefer liegenden Blindsäcke. Wir nehmen deshalb an, dass Gulland für seine Untersuchungen nur die oberflächlich sichtbaren Divertikel geschnitten hat und dass ihm somit ein wesentlicher Komplex der Bauchspeicheldrüse entgangen ist. Auf diesen Umstand ist wohl auch die Behauptung Gullands zurückzuführen, das Pankreas sei beim Lachs teilweise ein fakultatives Organ. Die dritte Hauptregion des diffusen Pankreas verteilt sich über den absteigenden Darmtraktus. Die Zweiggefässe der Vena subintestinalis sind von einer eigentlichen Pankreasscheide umgeben. Dasselbe gilt auch für die starken Mesenterialbänder bis etwa zum letzten Drittel des Querfaltendarmes. In der Analgegend selbst fehlt die Pankreassubstanz.

Für unseren Stadienvergleich wählen wir die Region des Systems der Appendices intestinales, weil hier die reichste Ansammlung aller Pankreasbestandteile nachzuweisen ist. Die einzelnen Darmdivertikel stehen miteinander durch ein Gerüst von Mesenterien und Filamenten in Verbindung, welche das Pankreasgewebe in sich einschliessen. Die Behauptung, dass die Appendices selbst nur durch Pankreasgewebe zusammengehalten sind, muss im obigen Sinne berichtigt werden.

Ein Querschnitt durch eine Serie miteinander verbundener Appendices des Stadiums I zeigt, dass der grösste Teil des exokrinen Pankreas, das die Hauptmasse des Organs darstellt, innerhalb der Aussenschicht der dreieckigen Fettlappen liegt und von der

Peripherie aus in sehr verschieden langen Bändern das ganze Organ durchzieht. Innerhalb der zentralen Partie finden sich jeweils grössere Anhäufungen von Pankreassubstanz. Vor allem liegen hier auch die Ausführgänge der Drüse, zahlreiche Blutgefässe und die Insulae selbst, welche 0,5 bis 3,5 mm betragen können. Nie findet man LANGERHANS'sche Inseln innerhalb des peripheren Pankreasfeldes. Das bindegewebige Reticulum ist auf dem Stadium I prall mit Fett gefüllt, sodass die Zellen selbst stark abgerundete Wandungen aufweisen, wodurch der Eindruck eines schwammig-blasigen Körpers entsteht. Durch diese besonders grossen Fettzellen wird auch das mehr zusammenhängende Pankreasgewebe der Randzone dieser Fettlappen deutlich von den zentralen und zerstreut gelegenen Pankreaskomplexen abgehoben. Die Färbbarkeit des exokrinen Pankreas ist in der extremen Fressphase auffallend intensiv (Eisenchlorid-Hämatoxylinfärbung erwies sich als besonders geeignet). Sekretgranula, welche die Drüsenzelle eben verlassen hatten, zeigten noch eine typische Kugelgestalt, die sie aber beim Zusammenfliessen sehr schnell verlieren. Mit dem REGAUD'schen Fixiergemisch lassen sich diese Verhältnisse klar verfolgen. Das homogen zusammengeflossene Exkret hatte eine andere Färbbarkeit angenommen. Wir fanden die Tatsache, dass die Sekretgranula der Pankreaszellen färberisch eine weitgehende Übereinstimmung zeigen mit dem Sekret der Magendrüsen, wie auch mit der Granula der histogenen „Mastzellen". Mit dem REGAUD'schen Hämatoxylin wie auch mit Azanfärbung und Äthylviolett erhielten wir sozusagen identische Färbreaktionen. BOLTON (1931) erhielt bei seinen *Oncorrhynchus*-Untersuchungen ebenfalls ähnliche Resultate. Die Deutung dieser färberisch übereinstimmenden Verhältnisse bei an sich fernstehenden Zellbildungen ist leider auch uns nicht gelungen und muss mit anderen Methoden in Angriff genommen werden. Bedeutungsvoll für die Charakterisierung des Stadiums I ist die Tatsache, dass neben der stets dunkleren, basalen Partie der Drüsenzellen, welche aus dichtem Zytoplasma besteht, auch die dem Lumen der Drüse zugekehrte, hellere Zellpartie, in welcher die kugelig gestalteten Zymogenkörner vorhanden sind, verhältnismässig intensiv anfärbt und eine feine Strichelung erkennen lässt. Der kugelige Zellkern, welcher in der basalen Zellpartie liegt, zeigt ein grobkörniges Chromatin, dessen einzelne Schollen öfters miteinander verbunden sind.

Die LANGERHANS'schen Inseln, welche öfters vollständig innerhalb des exokrinen Drüsenteils liegen, in vielen Fällen aber nur einseitig von Pankreassubstanz umgeben sind, oder aber vollständig frei im Fettkörper verteilt liegen, lassen sich stets nur sehr schwer färben und fallen, besonders innerhalb der stark gefärbten exokrinen Drüsensubstanz, als helle, ovale Bezirke auf. Der Kontrast von dunkelgefärbter eigentlicher Pankreasdrüsensubstanz und den hellen endokrinen Zellinseln ist in dieser Stärke besonders typisch für das Stadium des Fresslachses.

Im Stadium des Voll-Lachses (Stadium II) sind keine Veränderungen der Pankreaszellen nachzuweisen. Einzig die lumenseitige Hälfte der Epithelzellen der Ausführgänge zeigte gegenüber dem Stadium I eine schwächere Mucoidreaktion der dort sich vorfindenden Körnchenbildungen. Ferner konnten wir feststellen, dass der im Stadium I auffällig ins Lumen der Ausführgänge hineinragende Stäbchensaum der Gangepithelien weniger ausgeprägt war.

Erst nachdem der Fettkörper wesentlich angegriffen war, liess sich eine räumliche Verschiebung der Pankreassubstanz nachweisen. Das randständige Pankreasgewebe gelangte näher zu den zentraler gelegenen Drüsenkomplexen heran. Der Vorgang ist aber ein rein mechanischer und lässt sich mit dem Auspressen eines Schwammsystems vergleichen. Das Schwinden des Fettkörpers vollzieht sich gleichmässig an seinem ganzen Volumen, sodass die Maschen des bindegewebigen Netzes eingeknickt werden und die totale Oberfläche der Fettzellen beträchtlich verkleinert wird. Das „Schrumpfen" betrifft also keineswegs die Pankreaszellen, wie GULLAND geglaubt hat, sondern hängt nur mit dem eigentlichen Fettschwund zusammen.

Auch im Stadium III sind nur innerhalb des Fettkörpers auffallende Erscheinungen zu verzeichnen. Das eigentliche Pankreasgewebe wird davon nicht näher betroffen. Unser Salmstadium, bei welchem wir die Hyperämieverhältnisse im einzelnen bereits dargestellt haben, ist nun auffallend charakterisiert durch eine starke Blutfüllung der Gefässe, welche innerhalb des Fettkörpers verlaufen. Vor allem sind die Gefässe, welche zwischen den Divertikeln des Darmes liegen, stark hyperämisch geworden, sodass sie in räumlicher Ausdehnung weit über die Pankreassubstanz dominieren können. Die Färbbarkeit des exokrinen Pankreasgewebes ist im Salmstadium herabgesetzt, sodass der Gegensatz, der in dieser

Hinsicht beim Stadium I zwischen exokrinen und endokrinen Drüsenzellen hervorgehoben werden musste, weniger deutlich in Erscheinung tritt. Auch beim folgenden Stadium IV (Laichlachs) sind sämtliche Elemente des Pankreas mit allen angewandten Färbemethoden nachzuweisen gewesen. Wohl sind nun die exokrinen Drüsen bedeutend schwächer färbbar; aber sie zeigen keine eigentliche Strukturveränderung. Die LANGERHANS'schen Inseln lassen, da sie sich färberisch in allen Stadien gleich verhalten, überhaupt keine Unterschiede erkennen. Unverändert erwies sich auch die Kerngrösse. Die ovalen Inselkerne massen bei Fresslachsen und Synchonielachsen in der Länge 0,6 bis 1,2 μ und in der Breite 0,4 bis 0,5 μ. Von einer Minderung der Kerngrösse kann auch bei den runden Kernen des exokrinen Pankreas nicht die Rede sein. Der Kerndurchmesser liegt stets zwischen 0,5 und 1,3 μ.

Die Untersuchung des Pankreas des Stadium V konnte nur an zwei weiblichen Exemplaren durchgeführt werden. Da wir aber über ein grosses Vergleichsmaterial des Laichlachsstadiums verfügten, konnte das an sich dürftige Material des regenerierenden Lachses dennoch erfolgreich ausgewertet werden. Die gefärbten Pankreasschnitte ergaben eine deutliche Zunahme der Färbbarkeit der basalen Zellpartie der exokrinen Drüsenzellen. Während bei den Laichlachsen eine eigentliche Überfärbung jener Zellregion einfach unmöglich war, gelang dieselbe in beiden Fällen der untersuchten weiblichen verlaichten Fische ohne weiteres.

Der wesentliche Ertrag dieses Stadienvergleichs ist der neu gewonnene Beweis für das Normalverhalten des synchonischen Pankreas. Gerade der auffallende Schwund des Fettkörpers, in welchem das Pankreas eingeschlossen liegt, und der sich, wie wir gesehen haben, in einem besonderen Verhalten der Bindegewebszellen bemerkbar macht, hat auch GULLAND dazu verleitet, die Bauchspeicheldrüse „atrophisch" zu sehen. Zur Veranschaulichung des aktiven und passiven Pankreaszustands des Lachses hat GULLAND in voreiliger Identifizierung das betreffende Organ bei den Forellen abgebildet. Für „Hungerforellen" ist es nun typisch, dass die Drüsenzellen mit Zymogenkörnern prall angefüllt sind, während das Fress-Stadium durch eine starke Ausschüttung des Sekretes auffällt. Beim Lachs konnten wir in den frühen Synchoniestadien niemals die für die Forellen typische Stauung der Zymogen-

körner beobachten. Selbst im Stadium IV, wo wir öfters eine reichlichere Sekretansammlung feststellen konnten, stiessen wir niemals auf Stauungsbilder im GULLAND'schen Sinne. Hingegen war es für die Pankreaszellen ebenso typisch, wenn nur wenig Zymogenkörner vorhanden waren. Die Tatsache, dass in einem Fall des Stadiums V, bei dem die Fixierung des Drüsensekretes gelungen war, Anreicherung des Zymogens nachzuweisen war, zusammen mit der Tatsache der weiter oben erwähnten Zunahme der Färbbarkeit des Zellplasmas, scheint darauf hinzuweisen, dass auch das Stadium V dieses Organs das extreme Fresstadium wieder vorbereitet.

Zusammenfassend stellen wir fest, dass auch das Pankreas ein stadienrhythmisches Verhalten zeigt, welches im Rahmen der besonderen, von uns nachgewiesenen Lachsnorm abläuft.

IV. THEORETISCHER TEIL.

A. Die bisherigen Auffassungen über das Darmverhalten beim Rheinlachs.

I. Kontroverse GULLAND-BARTON.

L. SCHEURING und O. GASCHOTT (1928) betonten, dass der desquamatische Darmkatarrh, den GULLAND 1898 für den schottischen Lachs beschrieben hat, nicht zu den normalen Veränderungen des Lachskörpers während seiner Flusswanderung gehöre. Die Untersuchungen von SCHEURING und GASCHOTT basierten auf einem Material von zehn Lachsen unserer Stadien IV und V, deren Verdauungskanäle lebendfrisch fixiert wurden. Die beiden Forscher versuchten, die Kontroverse, welche zwischen GULLAND und BARTON (1898 bis 1903) bestand, zu klären. Bekanntlich hat GULLAND behauptet, dass das gesamte Epithel des Verdauungsschlauches im Laichlachsstadium vollkommen degeneriert sei, sodass das unbedeckte Faltenstroma frei ins Darmlumen hineinrage. Ferner stellte GULLAND fest, dass die katarrhalischen Veränderungen, wenn nicht bereits schon unmittelbar vor dem Einstieg der Fische in den Fluss, so doch ohne Zweifel zur Zeit des frühen Aufenthaltes im Flussunterlaufe jeweils einsetzen.

Gulland behauptete festgestellt zu haben, dass das Magenepithel erst bei denjenigen Lachsen angegriffen werde, welche sich in den Flussoberläufen bezw. in den Laichregionen eingefunden hätten. Es scheine, dass der Zerfall des Epithels im Enddarm beginne, über den Dünndarm und die Appendices hinweg sich auch auf den Vorderdarm fortsetze. Gulland, dessen Untersuchungsmaterial im ganzen 118 Lachse, welche sich auf alle möglichen Stadien verteilten, umfasst hat, kam zum Ergebnis, dass der Darm des Meerlachses ein ganz anderes Verhalten als der Darm des Flusslachses aufweise. Es soll sich nämlich gezeigt haben, dass Meerlachse selbst einige Stunden nach dem Tode keinen Epithelzerfall aufweisen. Gulland führt den Fall eines 36 Stunden nach dem Tode untersuchten Meerlachses an, der ausser geringfügigen (leider nicht näher beschriebenen) Epithelveränderungen postmortaler Natur keine Abschuppung der Oberflächenzellen feststellen liess. Gleichzeitig untersuchte Gulland in Zusammenarbeit mit Noel Patton (1898) die Verdauungsorgane von Forellen. Einige Magen- und Darmstücke wurden jeweils lebendfrisch, andere in Zwischenräumen von zehn Minuten und endlich eine Reihe in Abständen von 1, 2, 3 und 6 Stunden nach dem Tode fixiert. Gulland betont nun, es sei vollständig unmöglich gewesen, die auf so mannigfache Weise hergestellten Präparate vom sofort fixierten Forellenmateriale zu unterscheiden. Alle untersuchten Verdauungsapparate der Forellen befanden sich im aktiven Stadium, bei welchem nach Ansicht Gullands postmortale Selbstverdauung zu erwarten gewesen wäre. Somit standen sich die Ergebnisse, welche einerseits bei den Forellen und den Meerlachsen und andrerseits bei den Synchonielachsen gewonnen wurden, deutlich gegenüber. Gulland vermutete nun, dass der von ihm nachgewiesene „Darmkatarrh" wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem allgemeinen Ernährungszustand stünde. Er vertrat auch die Auffassung, dass das Darmverhalten von bestimmten Stadien abhängig sei und dass man im Salmstadium eine besonders „kritische" Phase zu sehen habe.

Ihm gegenüber kommt Kingston Barton zu einem völlig anderen Resultat. Er behauptet, dass die Gulland'schen Ergebnisse ausnahmslos auf eine falsche Methodik zurückzuführen seien, da der betreffende Forscher postmortale Veränderungen fixiert und beschrieben habe; eine Auffassung, zu der auch A. Brown ungefähr

gleichzeitig mit Barton und neuerdings, wie gesagt, Scheuring und Gaschott ebenfalls gekommen sind. Barton hat seine Untersuchungen im Unterschied zu Gulland nicht im Verlaufe von mehreren Jahren durchgeführt, sondern diese auf eine einzige Wintersaison beschränkt. Sein Untersuchungsmaterial umfasst ausschliesslich Laichlachse. Immerhin hat er sich ein günstiges Material von 200 Exemplaren des Stadiums IV beschaffen können. Barton hatte sehr bald die grosse Bedeutung einer einwandfreien Methode erkannt und so das lebendfrisch fixierte Material in den Mittelpunkt seiner Untersuchungen gestellt. Daneben hatte er aber auch Versuche über postmortale Veränderungen selbst angestellt, indem er Lachsdärme 1, 2 und mehr Stunden nach dem Tode fixiert hat. Auf Grund dieser vergleichenden Untersuchungen kam Barton zum Ergebnis, dass der Magen-Darmkanal keine degenerativen Veränderungen aufweist, ein Resultat welches für den Rheinlachs durch L. Scheuring und O. Gaschott bestätigt wurde.

Unsere eigenen Untersuchungen haben den allgemeinen Befund des nicht pathologischen Darmverhaltens ebenfalls erhärtet, darüber hinaus aber eine eigene Auffassung von „normal" zur Diskussion gestellt.

Die Darstellung der Kontroverse Gulland-Barton würde sich nun selbstverständlich erübrigen, wenn wir nicht selbst die Gelegenheit gehabt hätten, an einem grossen Material von 250 Ostsee- und Rheinlachsen besondere Untersuchungsschwierigkeiten kennen zu lernen und dadurch zu einem vertiefteren Verständnis der oben ausgeführten Streitfrage zu kommen.

Fassen wir die beiden bisher entwickelten Auffassungen des Darmverhaltens zusammen, so sehen wir auf der einen Seite die Auffassung Gullands, welche als bleibenden Beitrag zur Lösung des besonderen Darmverhaltens den ersten Ansatz zu einem Stadienvergleich in unserem Sinne geliefert hat. Überdies hat Gulland auch das Darmverhalten des Lachses als einen besonderen Ausdruck für seinen veränderten Ernährungszustand werten wollen.

Bartons Auffassung beruht auf der Behauptung, der Darmkanal zeige während der Laichwanderung (zur Laichzeit) ein normales und durchgehend uniformes histologisches Bild. Er hatte überdies die Ansicht vertreten, der Lachs sei jederzeit imstande,

Nahrung aufzunehmen und würde dies auch besonders noch in der ersten Zeit des „physiologischen Hungers" in kleinen Mengen vornehmen. GULLAND wendete deshalb in einer späteren Publikation mit Recht gegen BARTON ein, dass dieser nur Lachse aus Flüssen mit kurzem Unterlauf untersucht habe, sodass er kein Kriterium über Beginn und Umfang des „physiologischen Hungers" gewinnen konnte.

Da nun auch später Forscher wie CALDERWOOD, MENZIES und NORDQUIST, SCHEURING und GASCHOTT keine zusammenfassende Auffassung des Phänomens zu entwickeln versucht haben, ist unser eigener Versuch gerechtfertigt, über die Kontroverse „postmortal oder pathologisch" hinaus eine Vorstellung zu vertreten, welche geeignet ist, das Darmverhalten als einen besonderen Prozess zu erfassen und den von GULLAND angeregten Stadienvergleich aufzugreifen und im einzelnen zu analysieren.

Als wir 1930 die ersten wenigen Darmfixierungen des Stadiums IV durchgeführt hatten, schien es durchaus, als ob GULLAND recht behalten sollte. Die von MIESCHER 1880 erstmals aufgestellte Behauptung, Abschuppung des Darmepithels gehöre beim Laichlachs (Rheinlachs) zu den regelmässigen Erscheinungen, schien bestätigt werden zu können. Dies umso mehr, als unser gesamtes Material ausnahmslos lebendfrisch gewonnen und bearbeitet wurde. Die Fixierung von sogenannten postmortalen Veränderungen durfte also vollkommen ausgeschlossen sein. Das histologisch Bild bei dem in folgenden Wintern in den verschiedensten Fixiergemischen (siehe Technik) behandelten Material zeigte einen ausserordentlich verschiedenen Zustand. Wir fanden neben vollständig normalen Epithelien abgeschilferte Zellkomplexe in allen Stadien des Verfalls und zwar bei den verschiedenen Fischen, sodass an ein individuell verschiedenes Verhalten zu denken war. Dadurch schienen dann auch die krassen und fast unverständlichen Widersprüche, welche zwischen GULLAND und seinen Gegnern bestanden haben, abgeschwächt, ja vielleicht sogar erklärbar gemacht.

Im besonderen kam unserer so entstandenen Auffassung eines individuellen Darmverhaltens die auffällige Tatsache aus der Lachsbiologie entgegen, dass nämlich ein bestimmter Prozentsatz (10—30%) der atlantischen Lachse unmittelbar nach dem Laichgeschäft oder aber während der katadromen Wanderung absterben. Wir sehen jedenfalls aus diesem Sachverhalt, dass die Laichlachse

in vergleichbare Nähe zu den pazifischen Lachsen zu rücken sind, welche ja bekanntlich nach der Laichzeit zugrunde gehen und bei denen Rutter 1902 und C. W. Greene 1912 die Desquamation des Epithels des Magen-Darmkanals nachgewiesen haben. Die Vermutung, es handle sich bei unseren „Desquamationsfällen" gerade um die Kategorie der absterbenden Lachse, war nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. Wir entschlossen uns deshalb zur Untersuchung des Salmstadiums, um die beobachteten Verhältnisse des Laichlachsstadiums genauer beurteilen zu können. Beim Stadium III hatte ja auch Gulland den Beginn des Darmkatarrhs angenommen, und es lag überdies nahe, bei den Salmen, bei denen Miescher die Milzhyperämie nachgewiesen hatte, besondere Zustände zu vermuten. Vor allem aber wollten wir den ganzen Lachszyklus im Zusammenhang behandeln. Zweifellos nehmen die Lachse aus dem Estuarium eine wichtige Stelle im Zyklus ein, da sie sich möglicherweise zwischen dem extremen Fress- und dem extremen Synchoniestadium befinden.

Im Ober- wie im Hochrhein wurden im letzten Jahrzehnt nur noch ganz zufällig und dann nur vereinzelte Salme gefangen, sodass wir darauf angewiesen waren, uns das entsprechende Stadium ausschliesslich im holländischen Niederrhein resp. im Mündungsgebiet des Rheins selbst zu beschaffen.

Das Salmmaterial rekrutierte sich aus zwei Lachskategorien hinsichtlich des Fanges. Erstens aus solchen, welche wir am Ufer der Meerwede bei Dortrecht unmittelbar nach Fang bearbeiten konnten, und zweitens aus Fischen, welche in der Nacht oder am frühen Morgen im Flusse mit Treibnetzen gefangen wurden und um 6 Uhr in der Salmhalle in Kralingsche Veer bei Rotterdam zur Untersuchung bereit lagen. Da tagsüber zur Zeit der Untersuchungen ausserordentliche Hitze herrschte, versuchten wir mit Eiskühlung des frisch getöteten Fisches die Fixierung zu garantieren. Das Resultat war wiederum auffallend verschieden, indem sowohl bei den Meerwedesalmen wie bei den Kralingsche Veer-Salmen Epithel-Abschuppung vorkam. Immerhin zeigten die letzteren ausnahmslos ein vollständig verfallenes Epithel (Gulland'sche Bilder), während die unter besonderen Vorsichtsmassnahmen fixierten, eisgekühlten Darm- und Magenstückchen sowohl intakte Epithelverbände wie auch vom Strom abgehobene aufwiesen. Die isoliert liegenden Epithelzellen resp. Zellkomplexe

zeigten aber an und für sich ein vollständig normales Aussehen. Auffallenderweise gelang es uns, die Abhebung der Epithelien von der Basalmembran im letzten Darmabschnitt (Enddarm nach Gulland) regelmässig zu verhindern, wenn wir mit einer Einlaufspritze die betreffende Region vor der Fixierung gründlich ausgespühlt hatten. Es war deshalb zu vermuten, dass dem besonderen synchonischen Darmschleim (Darmsaft) eine spezielle Eigenschaft zukomme, welche sofort nach Eintritt des Todes ihre Wirkung auf das Epithel ausüben könne. Dass dabei die Aussentemperatur nicht die ausschlaggebende Rolle spielt, zeigte sich bei den von uns untersuchten Ostseelachsen, welche zum Teil auf offenen Motorkuttern bei stärkster Sonne und ohne die vorher erwähnten Ausspühlungen behandelt worden sind und bei denen wir nie eine entsprechende Veränderung beobachten konnten.

II. Der „synchonische Darmschleim".

Die starke Schleimproduktion im Verdauungsschlauch und die auffallenden Veränderungen, die der Schleim selbst während der verschiedenen Stadien durchmacht, ist allen Lachsforschern immer wieder aufgefallen.

Besonders die Gelbfärbung des Darmschleims hat manche Untersucher zu gewagten Hypothesen verleitet. So hat auch A. Brown, welcher 1898 der Gulland'schen Auffassung eines desquamativen Darmkatarrhs entgegentrat, betont, dass der cremeartige, gelbe und eitrige Darmschleim die Hauptschuld an der postmortalen Selbstverdauung trage. Ähnliche Ansichten vertraten Fritsch (1894) beim Elbelachs und Miescher beim Rheinlachs. Alle Forscher weisen darauf hin, dass dieser „Schleim" von zähflüssiger, gallertiger Beschaffenheit sei. Wir konnten nun feststellen, dass der ganz frisch angeschnittene Mitteldarm mit den Appendices in keinem Fall den behaupteten eiterigen Charakter des Darmsaftes aufwies. Der Schleim war im frischen Zustand klar und relativ dünnflüssig. Erst beim Verreiben in der Hand wurde er seifig und klebriger. Bei einem frisch gefangenen Lachs hatte der Darmschleim einen relativ beträchtlichen Flüssigkeitsgrad, ohne indessen je wässerig zu sein.

Die Analyse des synchonischen Darmsaftes ergab das Vorhandensein von Mucin und Fett in reichlicher Menge, ebenfalls in relativ

starker Ansammlung Leucinkristalle neben Karbonatkristallen. Ferner fanden sich Cholesterine und in reichlicher Menge Biliverdin, der spezifische Gallenfarbstoff des Lachses, welcher die eigentliche Gelbfärbung des Darmschleims verursacht. Daneben fanden wir wenige Zellkerne und Zelltrümmer von abgenützten Epithelzellen, doch keine degenerativen Strukturen und Substanzen.

Es handelt sich beim frisch gewonnenen Darmsaft nie um eine eiterige Substanz, sondern um einen eindeutig bestimmbaren synchonischen Darminhalt, dem jedenfalls keine pathogene Wirkung zugesprochen werden kann, solange das Tier selbst lebt. Diesen letzteren Punkt betonen wir mit besonderem Nachdruck, da selbst die meisten Befürworter des Normalverhaltens der Darmschleimhaut an der degenerativen Natur des Darmsaftes festgehalten haben. Dieser ist nun, wie wir sehen konnten, ausserordentlich raschen Veränderungen unterworfen und zwar sobald der Tod des Lachses eingetreten ist. Schon nach Ablauf einer Viertelstunde war der Schleim stark verändert. Diese Verhältnisse stehen im krassen Unterschied zu den Forellen, bei welchen wir selbst mehrere Stunden nach dem Tode den Schleim sozusagen unverändert vorfanden. Das Schleimverhalten des Lachses ist also ein ganz besonderes, was vor allem beim Stadium III deutlich wird, wo die Pars appendicularis und die Divertikel selbst oft vollständig mit Schleim angeschoppt sein können. Diese massige Schleimabsonderung geht nun auch postmortal längere Zeit weiter (eine halbe bis dreiviertel Stunden) und ist gefolgt von einer Zustandsänderung des ganzen Darminhaltes. Derselbe wird, wie gesagt, zähflüssiger und ist von fadenziehender Konsistenz.

Bei den Laichlachsen fanden wir in der Regel im ganzen Darmtraktus nur wenig Schleim. Nie aber kam es zu den sogenannten „trockenen Lumen", welche Rutter (1902) bei *Oncorrhynchus nerka* beschrieben hat. Trotz der grossen Schwankungen, welche der Menge nach zwischen synchonischem Darmschleim des Stadiums III und des Stadiums IV bestehen, betonen wir das normale Verhalten des betreffenden Substanzgemenges zu allen Zeitpunkten. Der Darmschleim als solcher führt uns indessen nicht zu einem Verständnis des Epithelverhaltens und damit zu keiner Lösung der zur Frage stehenden Kontroverse. Da nun aber der Darmschleim bei allen Stadien regelmässig vorhanden ist und gerade in

den Stadien des Voll-Lachses und des Salms oft so reichlich, dass älteste Forscher geradezu von einer „Schleimnahrung“ gesprochen haben, kann er immer wieder als Ursache für eine vermutete Desquamation des Epithels angeführt werden. Daher ist eine diesbezügliche einwandfreie Argumentation nur dann möglich, wenn wir einen „Darmabschnitt“ zum Vergleich heranziehen, bei dem der Synchonieschleim keine Rolle spielen kann.

Diesen besonderen Abschnitt des Verdauungsapparates finden wir nun auf klare Weise in der Gallenblase. Dem Vergleich von Gallenblase mit Darm kommt, wie wir sehen werden, geradezu der Wert eines Experimentes zu.

III. Das Verhalten des Gallenblasenepithels.

Die Gallenblase erweist sich aus verschiedenen Gründen, wie wir sehen werden, als besonders geeignetes Untersuchungsobjekt. Zunächst bereitet das Gallenblasenepithel bei sämtlichen Wirbeltieren der Fixierung und Konservierung die grössten Schwierigkeiten. Bekanntlich gelang es bei den Homoiothermen bis heute nicht, eine deutlich ausgeprägte und abgrenzbare Basalmembran des Gallenblasenepithels nachzuweisen. Dasselbe gilt, wie wir zeigen konnten, auch für die Teleostier, welcher Umstand die Gallenblase für die Prüfung eventuell desquamativer Verhältnisse besonders geeignet macht. In den Fällen, wo das proximale Zellende mit dem Stroma durch einen besonders differenzierten Bindegewebszug verbunden ist, zeigte es sich häufig, dass das Epithel bei Verletzung und Veränderung durch die technischen Methoden nicht zusammenhängend von seiner Unterlage abgehoben wird. Die einzelnen Zellen bleiben durch die Basalmembran verkittet am Stroma haften, und das Epithel fällt dann in einzelne Zellen auseinander. Die Basalmembran scheint tatsächlich eine mechanisch innigere Verbindung von Epithel und Bindegewebe herzustellen. Anders nun bei fehlender Basalmembran. Hier ist der Zusammenhang zwischen den einzelnen Epithelzellen selbst offenbar stärker als zwischen Epithelschicht und Stroma, und deshalb hebt sich das Epithel bedeutend leichter im Zusammenhange von seiner Grundlage ab. Zudem zerfallen ja bei Degeneration die einzelnen Zellen selbst, und gerade dieser Vorgang müsste

sich dann besonders deutlich an unserem Gallenblasenepithel zeigen.

Vergleichen wir das Verhalten des Gallenblasenepithels während der fortgeschritteneren Synchoniephasen: Für das histologisch untersuchte Synchoniestadium III früh, konnten wir feststellen, dass bereits fünf Minuten nach dem Tode die Darstellung einer normalen Gallenblasenschleimhaut unmöglich war. Auffallenderweise gelang es uns aber beim Stadium IV noch nach zehn und fünfzehn Minuten intakte Schichtverbände der Gallenblase darzustellen. Beim Fresslachs waren normale Bilder nur dann zu erhalten, wenn die Gallenblase sofort entleert worden war. Dann aber war es möglich, selbst nach fünfzehn Minuten vollständig erhaltene Schleimhautstrukturen zu ermitteln. In diesem verschiedenen Verhalten der Schleimhaut der Gallenblase können wir unzweifelhaft Schwankungen im Verhalten der Blasenwandung sehen. Da dieselbe hinsichtlich des Epithels und der Tunica propria weitgehend mit der entsprechenden Struktur der eigentlichen Darmwand übereinstimmt, ist ein Vergleich beider Wandungen geboten, besonders deshalb, weil der Schrumpfungsprozess der Gallenblase, wie wir nachgewiesen haben, einen bedeutend stärkeren Grad erreicht als der des Darmkanals. Eine Desquamation der Epithelien als Folge des Schrumpfungsprozesses des gesamten Verdauungsschlauches dürfte deshalb in erster Linie an der Gallenblase zu erkennen sein. Vor allem auch sind „Desquamationsbilder", bezw. „Degenerationsbilder", die postmortal entstanden sind, am Gallenblasenepithel leichter zu deuten als am übrigen Verdauungsschlauch, da das Blasenepithel, wie bereits ausgeführt wurde, keine typische Basalmembran als Verbindungsgewebe zur Submucosa ausgebildet hat. Auf diesen Sachverhalt ist ja auch die Tatsache zurückzuführen, dass bei entsprechend behandelter Darm- und Gallenblasenschleimhaut das Epithel der ersteren in zusammenhängenden Verbänden abgehoben wird, während das Epithel des Darmes bereits in die einzelnen Zellen zerfallen ist, die dann oft mit dem Propriagewebe in Verbindung bleiben.

Während beim Darm das auf das Epithel folgende Bindegewebe ein lockeres und sehr gleichmässig feinstrukturiertes Reticulum darstellt, so ist dieses Bindegewebe bei der Gallenblase bedeutend dichter und massiger ausgebildet, so dass das Epithel der fein abgestuften Übergänge von Basalmembran, lockerem Propriareticulum,

in dichtere und tieferliegende Mucosalagen hinein entbehrt. Das Epithel der Gallenblase ist mit seinem Stroma geringer korreliert als das Darmepithel.

Die Gallenblase ist, da sie als einziger Abschnitt des Verdauungstraktus keinen Synchonieschleim enthält, geeignet zu einem Vergleich mit dem Darmkanal. Ihre mit der Darmwand verwandte Struktur dient uns deshalb als „Kontrolleinrichtung" zur Ermittlung der spezifischen Wirkung des Darmschleims auf das Epithel.

Zudem fehlt auch der Gallenblase die eigentliche intestinale Bakterienflora, wie sie im Darm vorkommt und nach den Untersuchungen von Gillespie und Lockart (1898) während des Salmstadiums des Lachses beträchtlich ansteigt. Wir dürfen wohl annehmen, dass diese Fäulniserreger bei den von uns nachgewiesenen allgemeinen Veränderungen des Darmschleims dieser Phase eine wesentliche Rolle spielen. Nun nimmt man ja heute mit Sicherheit an, dass die Gallenblase gar keine Bakterienflora enthält und bei den Homoiothermen im Normalzustande auch das Duodenum wahrscheinlich nicht. Die Darmflora scheint in der normalen Galle nicht leben zu können. Wir erwähnen deshalb in diesem Zusammenhang die Tatsache, dass beim Lachs während der Synchonie die Galle (Lebersekret) direkt in den Darm ausgeschüttet wird, wodurch vielleicht das Überhandnehmen der Fäulniserreger verhütet wird, oder sogar eine Art vorübergehender „Sterilität des Darmes" erreicht wird. Wir selber konnten diese Frage nicht entscheiden, glauben aber auf die Notwendigkeit der Prüfung dieses Sachverhalts nachdrücklichst hinweisen zu sollen, besonders da die Untersuchungen von Gillespie in der Hauptsache am frühen Salmstadium durchgeführt wurden, wo noch enorme Schleimmassen, bis zu 10 g, im Darm angeschoppt sind. Erst mit fortschreitender Synchonie tritt auch die intensive gallige Verfärbung des Darmschleims deutlich hervor. Die Frage ist nun, ob auch die gallensäurearme Galle einen entsprechenden Einfluss auf die Bakterien ausüben kann. Jedenfalls fanden wir auch bei der schleimlosen Gallenblase, genau wie beim Darm, das entsprechende Epithelverhalten, sodass der Darmschleim keine entscheidende Rolle für dasselbe spielen kann. Bei der Gallenblase wie beim Darm waren die verwendeten Fixierungsflüssigkeiten für das histologische Ergebnis völlig belanglos.

IV. Künstliche Gewebsveränderungen.

Wir müssen im folgenden noch eine Reihe technischer Versuche anführen, welche geeignet sind, einige aufgetretene Gewebeveränderungen zu erklären. Es hat sich gezeigt, dass ein Aufenthalt der Gewebe in den höherprozentigen Alkoholen, der länger als 4—5 Tage dauerte, ungünstige Folgen hatte, indem Mucosa und Muscularis verschieden stark schrumpften, wodurch auch das Epithel, welches durch das Retinaculum mucosae mit der Muscularis korreliert ist, zerrissen wurde. Wenn aber die Mucosa von der Muscularis sorgfältig abgelöst worden war und also beide Teile getrennt fixiert wurden, unterblieben diese Veränderungen. Auch konnten wir feststellen, dass erst nach dem Überführen der Objekte aus dem 95%igen Alkohol und aus dem absoluten Alkohol in Toluol oder Xylol Bilder zustande kamen, welche vollständig mit den Gulland-schen Abbildungen der degenerierten Schleimhaut übereinstimmten. Diese Ergebnisse sind aber, wie wir nochmals betonen möchten, an lebendfrisch fixiertem Material gewonnen worden, bei welchem die übrigen Manipulationen wie Fixierungsdauer, Wässerung und Entwässerung durch die Alkoholreihen nach strengster Befolgung der Vorschriften gehandhabt wurden. Dass dennoch Artefakte und Zellzerstörungen zustande kamen, ist ein Beweis dafür, wie ausserordentlich heikel das Untersuchungsmaterial gewesen ist. Dies zeigte sich auch ganz besonders bei der verwendeten Paraffineinbettungsmethode. Von einer gewissen Bedeutung schien die Verbleibdauer des Materials im Paraffin. Schon bei zweistündiger Behandlung erhielten wir regelmässig „Desquamationsbilder". So konnten wir dabei auch nachweisen, dass besondere postmortale Veränderungen auftreten können, trotzdem lebendfrisch fixiert worden war.

V. Das stadienrhythmische Darmverhalten.

Wir wurden anfänglich in unserer Auffassung bestärkt, es handle sich beim synchonischen Darmverhalten ausschliesslich um individuelle Schwankungen innerhalb der Art selbst, durch gleichzeitige Fixierung verschiedener Fischdärme mit denselben Fixierungsmitteln. Erst von dem Moment an, wo wir ein- und dieselbe Darmregion zerlegten und die einzelnen Teile verschieden behan-

delten, wie bereits ausgeführt wurde, konnte der Nachweis der Norm beim Lachs erbracht werden. Neben dieser Feststellung des Normalverhaltens des Verdauungsapparates gelang nun auch der Nachweis präzis erfassbarer Stadien. Die fünf Stadien, welche wir als die Hauptetappen des Lachszyklus hervorgehoben haben, sind, was den Zustand der Darmwand anbelangt, deutlich voneinander geschieden.

Das Stadium I zeigt einen besonderen Ausdehnungszustand der Darmwand. Neben der Muskulatur ist es der auffallend ausgedehnte Bindegewebskörper, welcher für die Wand des funktionellen Darmes bezeichnend ist. Wir haben zeigen können, dass die Gefässe innerhalb der Darmwand eine relativ starke Blutfüllung aufweisen, Verhältnisse, welche am Querfaltendarm besonders gut zu verfolgen waren. Die teilweise sogar hyperämischen Regionen verteilen sich aber gleichmässig innerhalb der Tunica propria und der Submucosa. Der Darmkanal des Stadium II zeigt bereits einen veränderten Zustand des subepithelialen Bindegewebes, da dasselbe auffällige Anämiestellen einschliesst, die vor allem in der Region des Retinaculums auftreten und eigenartiger Weise weniger deutlich im Stroma der Falten.

Das Stadium III zeigt, wie wir gesehen haben, einen sehr dicht gewordenen Bindegewebskörper. In den Fällen, wo die Darmhyperämie ihren Höhepunkt erreicht hat, kommt durch die starke Blutfüllung der Gefässe innerhalb der Submucosa und zwischen den beiden Muskelschichten, wie auch innerhalb der Subserosa ein eigentlicher Schwellkörper (Blutschwamm) zustande. Auf diesen Umstand ist es zum Teil zurückzuführen, wenn gerade auf diesem Stadium das Epithel eine grössere Neigung zeigt, postmortal abzuschilfern. Es scheint, dass die Basalmembran einerseits durch die starke Schrumpfung des übrigen Retinaculums und andererseits durch die diesem Prozess entgegenwirkende Tatsache der Blutfüllung ebenfalls ihren Zustand verändert hat. Das von Gulland als „kritisch" bezeichnete Salmstadium besteht tatsächlich, wenn auch in einem anderen Sinne „kritisch", als der englische Forscher angenommen hatte. Die blutleere Darmwand der Laichlachse unterscheidet sich eindeutig von der Darmwand der Salmstadien.

Während bei den Salmen, schon durch die starke Blutfüllung der Gefässe innerhalb der Submucosa, der Schrumpfungszustand des Bindegewebekörpers nicht maximal wird, so kann aber der

Schrumpfungszustand der Darmwand beim Laichlachs, unterstützt durch die vollständige Entleerung der Blutgefässe, seinen Höhepunkt erreichen. Im Stadium V befindet sich der Spannungszustand des Verdauungsschlauchs wieder auf dem Wege zum Stadium I, was deutlich aus der neu einsetzenden Ausdehnung der Darmwand hervorgeht. Wir betonen, dass dieselbe anfänglich noch bei vollkommen anämischer Struktur angebahnt wird.

Alle Phasen lassen in erster Linie einen für das jeweilige Stadium typisch veränderten Zustand des gesamten Bindegewebekörpers erkennen.

Unsere endgültige Auffassung über das Darmverhalten beim Rheinlachs wird von einer wichtigen und sorgfältigen Einzeluntersuchung wesentlich gestützt, die in diesem Zusammenhange noch erwähnt werden muss. So hat F. A. Heitz (1918), eine Anregung von F. Zschokke aufgreifend, nachgewiesen, dass die Darmparasiten den Verdauungsschlauch des Lachses teilweise bereits vor der Einwanderung in den Fluss verlassen, da die spät einwandernden Laichlachse schon einen ausserordentlichen Rückgang der Parasitenfauna an Arten wie an Individuen gegenüber den typischen Meerlachsen zeigen. Die diesbezüglichen Beobachtungen von Heitz haben wir selbst immer bestätigen können. Heitz folgerte, dass die „Hungerperiode" von der Dauer der Geschlechtsperiode abhängig sei. Auch aus dem Parasitenbefund geht wiederum klar hervor, dass die Synchoniephase mit dem Mediumwechsel nicht in direktem Zusammenhange steht.

Wir sehen auch, dass die Parasitenfauna für das Darmverhalten der späteren Stadien jedenfalls nicht verantwortlich gemacht werden kann. Auch die Vermutung von Scheuring und Gaschott, dass seltene nekrobiotische Stellen der Mucosa eventuell auf die Einwirkung früher dort festsitzender Parasiten zurückzuführen seien, können wir nicht unterstützen. Ein Zusammenhang von synchonischem Darmsaft und Mucosaveränderungen konnte nicht ermittelt werden; hingegen können wir die Tatsache, dass der sauer reagierende Schleim des Stadiums IV nach der Laichzeit im mittleren Stadium V leicht alkalisch wird, als funktionelle Präadaptation für die Fressphase deuten.

Alle die erwähnten Erscheinungen stützen unsere Auffassung des normalen Phasenwechsels und einer ihr entsprechenden rhythmischen Folge von typischen Stadien.

Was nun den speziell behandelten Abschnitt des Darmverhaltens anbetrifft, so ergeben sich daraus eine Reihe von Feststellungen und Problemen grösserer Tragweite.

Zunächst halten wir fest, dass die sehr starken, äusserlich sichtbaren gestaltlichen Veränderungen des gesamten Verdauungsapparates histologisch-zytologisch fast spurlos vorübergehen. Dem auffälligen Geschehen der Darmschrumpfung steht kein entsprechend auffälliges Geschehen in den Zellstrukturen gegenüber. Die zwischen Funktion und Struktur bestehende Einheit, welche wir annehmen müssen, findet also im zellulären Geschehen, soweit es den Verdauungsapparat des Lachses betrifft, gerade nicht ihren entsprechenden Ausdruck.

Die Struktur-Funktionseinheit haben wir also nicht in der zytologischen Basis zu suchen, sondern in den übergeordneten anatomischen Strukturen. Für den Darm kann festgestellt werden, dass Schichten wie das Epithel, die Serosa oder in gewissem Sinne auch die Muscularis, viel zu einseitig differenzierte Strukturen sind, als dass sie einzeln in Frage kommen könnten, die Darmwand als einheitliches Gefüge von sich aus, aus einem Extremzustand in den andern allmählich und gleichmässig überzuleiten.

Auch die Muskulatur, die ja selbstverständlich die Haupteinrichtung zur Dehnung der Darmwand ist, würde ohne den ihr übergeordneten retikulären Bindegewebskörper ungeeignet sein für eine Extremleistung im Sinne des hier dargestellten Normverhaltens.

Das Bindegewebe der Darmwand ist natürlich ebenfalls durch streng differenzierte Strukturen charakterisiert; dieselben sind aber nicht zusammengefasst in einem in sich weitgehend geschlossenen Struktursystem, wie etwa in einem Epithel. Der einzelnen Reticulum-Zelle kommt eine mehrfache funktionelle Bedeutung zu; stets aber ist ihre Aufgabe von übergeordneter Natur.

Wir haben schon früher darauf hingewiesen, dass es irrtümlich ist und eine unzulängliche Vorstellung erweckt, wenn man die bindegewebigen Verdichtungen innerhalb der Submucosa einfach mit „Stratum compactum" bezeichnet. Wir schlugen ja deshalb vor, die betreffende Bindegewebsmodifikation im funktionellen Sinne mit „Retinaculum mucosae" zu bezeichnen. Wir wollen an dieser Stelle das im Spezialabschnitt Ausgeführte nicht wiederholen, sondern nur abschliessend darauf hinweisen, dass das Binde-

gewebe dadurch, dass es überall und in allen Schichten vorhanden ist, und ferner dadurch, dass es die ganze Darmwand als räumliches Gitterwerk durchzieht, die ideale Struktur verkörpert, um die extremen gestaltlichen Veränderungen der Darmteile zu ermöglichen. Dass das bindegewebige Raumgitter im Sinne Goertlers nicht nur innerhalb der Darmwand diese Aufgabe erfüllt, beweisen uns eindeutig die Verhältnisse, welche wir bei der Milz vorgefunden haben. Die Milz stellt beim Lachs ein auffallend einfach strukturiertes Organ dar. Sie ist merkwürdigerweise sogar befähigt, wie wir zeigen konnten, während oder unmittelbar nach dem Hyperämiezustande einzelne Lappen abzustossen. Da nun das Bindegewebe in einem regelmässigen Faltennetzwerk den homogenen Milzkörper durchzieht und somit bei Verletzung, Auflappung und Durchschnürung den Milzkörper gleichmässig stützt und nach aussen weiterhin abschliesst, erweist sich auch hier diese Struktur zu Extremleistungen geeignet. Es ist nicht die einzelne Milzgewebezelle als solche, welche die entscheidenden Veränderungen durchmacht, sondern es ist die allgemein-anatomische Struktur des Bindegewebskörpers, die das Substrat für die tiefgehenden Form- und Volumenveränderungen der Milz darstellt.

B. Die Hierarchie der Organsysteme und das Dominanzproblem.

Die vorausgegangene Beschreibung des Phasenwechsels des Rheinlachses und die genaue Ermittelung der Reihenfolge der einzelnen Ernährungsstadien führten uns zur Tatsache, dass die Organsysteme in einem ganz bestimmten, rangmässigen Verhältnis zueinander stehen. Die Tatsache, dass in der Fressphase das Verdauungssystem, in der Synchoniephase aber das Fortpflanzungssystem in ausgesprochener Dominanz auftritt, verlangte nach einer Analyse dieser Rangordnung der Organsysteme. Schon aus der Miescher'schen Beschreibung des Milzverhaltens beim Rheinlachs geht, nachdem wir den ergänzenden Beitrag erbracht haben, deutlich hervor, dass ein einzelnes Organsystem je nach dem Ernährungszustand seine Rangordnung wechseln, d.h. in eine neue Beziehung zu den andern Organsystemen treten kann. Miescher selbst stellte lediglich die physiologische Bedeutung der Milzhyperämie resp. Anämie für den Stofftransport (Liquidation) fest, ohne aber weiter das Problem dieses Kompensationsmechanismus

im Zusammenhang mit der Rangordnung des Organs weiter zu verfolgen. Der rein physiologischen Deutung MIESCHERS verdanken wir die Einsicht in das Beziehungssystem der einzelnen Organe und somit auch die Voraussetzung einer von uns nachgewiesenen Rangordnung.

Da es uns leider nicht gelungen ist, das „kritische" Stadium II, d. h. den eigentlichen Beginn der Synchonie und dessen organmässigen Ausdruck zu erfassen, waren wir in der Hauptsache auf den Vergleich mit eigentlichen Hungerfischen angewiesen. Unsere ursprüngliche Absicht, mit Meerlachsen experimentell zu arbeiten, konnte aus praktischen Gründen nicht verwirklicht werden. Der angestrebte Versuch, den Fresslachs experimentell hungern zu lassen, hat nachträglich durch zwei wichtige Zufallsfänge zu einem relativ befriedigenden Ergebnis geführt, welches geeignet ist, neben der Aufweisung des Unterschieds zwischen reiner Selbstzehrung (Hungerzustand) und Synchonie auch den Charakter der Hierarchie der Organsysteme klarzumachen.

Im ersten Fall handelt es sich um einen im März 1933 beim Helgoländer Sandstrand gefangenen, weiblichen, vierjährigen Lachs. Derselbe befand sich, bevor wir ihn entdeckt haben, bereits neun Monate im grossen Rundlaufaquarium der staatlich-biologischen Anstalt. Wir haben mit der Direktion des Aquariums vereinbaren können, dass, sobald sich Erschöpfungsanzeichen bei diesem Lachs, der jede Nahrungsaufnahme verweigerte, bemerkbar machten, die Eingeweide lebendfrisch im BOUIN'schen Gemisch fixiert wurden. Das Resultat kann im folgenden dargestellt werden.

Äusserlich war bei diesem Lachs auffallend, dass das typisch marine Silberkleid fehlte. Der Rücken war dunkel, jedoch bedeutend heller als bei den Laichlachsen. Die Flanken zeigten eine olivgrüne und gelbliche Tönung, sodass dieser Lachs im Farbkleid an einen Junglachs der oberen Flussregion erinnerte. Die schwarzen Seitenflecken fehlten hingegen vollkommen, und die Bauchseite war zudem meerlachsartig aufgehellt. In Hinsicht der Färbung könnte man von einem Mischtypus aus Flusslachs und Meerlachs sprechen. Dieser Eindruck wurde noch verstärkt durch die schlanke Körpergestalt, die aber keinerlei Anzeichen für eine maximale Abmagerung, welche unserem Stadium IV entsprochen hätte, aufwies. Der ganze Habitus dieses Fisches liesse sich am ehesten mit einer Forelle vergleichen, sodass wir zunächst an eine Seeforelle dachten.

Dagegen sprachen nun allerdings eindeutig der lachstypische Vomer und die Zahnverhältnisse.

Aufschlussreicher als der äussere Aspekt erwies sich der Situs viscerum. Die Gonaden waren unentwickelt. Die flachen und schmalen, orange-grauen, kleinen Ovarien stimmten mit dem entsprechenden Fresslachsstadium überein, woraus hervorging, dass es sich bei diesem Lachs nicht um einen verlaichten, frisch abgewanderten Laichfisch handeln konnte, sondern einzig um einen in der Gefangenschaft hungernden Meerlachs, der nach unseren Schuppenbefunden noch keine Laichzeit hinter sich hatte. Abgesehen von diesen letztgenannten und mehr logischen Ableitungen sprach für die Richtigkeit unserer Vermutung auch die Tatsache, dass die intensive Dunkelfärbung des Rückens erst im Verlaufe der Gefangenschaft resp. der Hungerphase aufgetreten war. Es handelt sich somit zweifellos um das bei Hungertieren, genauer bei reinen Selbstzehrungstieren, bekannte Phänomen des Dunkelwerdens.

Wir erhielten den Verdauungstraktus, der stark geschrumpft war und ein blutleeres Aussehen zeigte, fast genau nachdem der Lachs ein volles Jahr gehungert hatte. Morphologisch waren einige Übereinstimmungen mit einem synchonischen Lachsdarm festzustellen. So vor allem die glasig anzusehende Versteifung der Darmwand, welche bekanntlich in erster Linie das Resultat der Bindegewebsverdichtung ist. Ferner auch die Schrumpfung der Divertikel, besonders deren Verkürzung in der Längsachse. Die Darmdivertikel behielten aber, wie auf Schnitten zu sehen war, ein verhältnismässig weites Lumen bei. Auch war die Verkürzung der Schläuche weniger ausgesprochen als bei den Synchoniestadien, da ihre letzten blind endigenden Abschnitte niemals rückläufig abgeknickt, wie dies regelmässig beim Laichlachs, aber auch häufig beim frühen Salmstadium bereits der Fall ist. Die Muskulatur war weniger kontrahiert, was auch an der Serosa festzustellen war, deren Zellen deutlich ausgedehnt waren. Das Retinaculum mucosae zeigte eine Dickenzunahme von 1,7 mm auf 2 mm. Wir erinnern uns, dass die entsprechende Bindegewebsbildung beim synchonischen Lachs regelmässig auf 2,5 mm und 3,5 mm anstieg. Entsprechend diesen Strukturen waren auch die Darmfalten teilweise noch vollständig ausgestreckt, als ob sie sich im funktionellen Zustande befinden würden. Auch fiel es auf, dass die Becherzellen zahlen-

mässig unverändert verteilt waren und dadurch ebenfalls den funktionellen Zustand des Epithels vortäuschten.

Der Pankreas-Fett- und Bindegewebskörper um die Appendices, der ebenfalls stark geschwunden war, erinnerte in seiner übriggebliebenen Ausdehnung an spätere Salmstadien. Hingegen war die Ausbreitung des exokrinen Pankreas gut doppelt so stark als bei unseren Synchoniestadien. Auch färbte die Pankreassubstanz mit Azokarmin auffallend intensiver als beim Flusslachs. Die Bilder, die wir von diesem Organ erhielten, sind deshalb grundsätzlich anders zu bewerten als entsprechend lang dauernde Synchoniephasen beim Rheinlachs (siehe Pankreaskapitel).

Die Gallenblase war prall mit Sekret gefüllt, wie dies für Forellen im Hungerzustande typisch ist. H. Gnuschke hat, wie wir in anderem Zusammenhange bereits erwähnten, 1933 ausgeführt, dass die Gallenblasenfüllung auch bei sämtlichen Forellen vorkommt, welche das sogenannte „Laichzeitfasten" durchmachen. Wir sehen also, dass in der kleinen Phase der periodisch wiederkehrenden „Brunstsynchonie" der Forellen gewissermassen ein gewöhnlicher Hungerzustand vorhanden ist, der sich kaum organologisch vom experimentellen Hunger unterscheiden lässt.

Vergleichen wir nun den Fall von „experimentellem Hunger" des Helgoländer Lachses mit unseren Synchoniestadien, so ergibt die Analyse einen wesentlich anderen Vorgang. Der Darmkanal scheint beim Helgoländer Lachs seine Dominanzstellung beizubehalten, obgleich er nicht funktionell ist. Er verharrt also in einem scheinbar funktionellen Zustande. In dieser Hinsicht herrscht weitgehende Übereinstimmung mit den Verdauungsschläuchen aller von uns untersuchten „Hungerforellen". Bereits haben wir erwähnt, dass der Darm auffallend anämisch war. Die Milz erwies sich zudem als ausgesprochen blutarm, wenn auch nicht in dem extremen Masse wie bei den Laichlachsen. Am meisten Ähnlichkeit zeigte sie mit Milzen unseres späten Stadiums II, wo wir in der Regel eine geringere Organdurchblutung als beim Fresslachsstadium festgestellt haben. Während nun beim Synchonielachs (Salmstadium) die Dominanz des Fortpflanzungssystems sich auch darin manifestiert, dass die Darmwand als Hilfseinrichtung im Sinne eines Blutschwamms (Hyperämiephase) herangezogen wird, so fehlen beim Helgoländer Lachs wie auch bei den „Hungerforellen" alle Anzeichen für eine synchonische Aktivierung der passiven

Darmwand. Bevor wir das Helgoländer Ergebnis zusammenfassen können, bringen wir noch den zweiten Fall eines experimentell hungernden Meerlachses, bei dem die Ursache des „Hungers" leichter zu entscheiden ist als beim Aquariumlachs, wo sie ja zweifellos auf den Faktorenkomplex der Gefangenhaltung, also weitgehend auf eine psychische Situation zurückzuführen ist.

Willer und Quednau, in Königsberg, berichteten 1931 über einen bei Bornholm geangelten, weiblichen Lachs, von 1,10 m Länge und 8,5 kg Gewicht, der mit dem Angelhaken abriss und nach einer Wanderung von mindestens 500 km vor der nördlichen Samlandküste im Treibnetz gefangen wurde. Der Angelhaken, der sehr tief hinter der Zunge steckte, hinderte den Lachs an jeder äusseren Ernährung, sodass sein Abmagerungszustand etwa dem eines noch nicht verlaichten Laichlachses entsprach. Dieser Lachs hatte auf Grund unseres Stadienvergleichs nur zur Selbstzehrung 5—6 kg Körpersubstanz verbraucht und zwar in zweifellos weit kürzerer Zeit als dies bei einem Synchonielachs der Fall wäre. Leider konnten Willer und Quednau den Zustand der Eingeweide nicht beurteilen, sodass wir in unserer Diagnose ausschliesslich auf die äussere Gestalt angewiesen sind. Die Färbung war am Rücken und an den Flanken auffallend dunkel, wurde aber mehrfach durchbrochen von hellen Flecken, sodass der ganze Fisch gescheckt aussah. Die Seitenlinie trat ganz auffallend deutlich als hellpunktierte Linie hervor. Die scheinbar zufällige und unharmonische Pigmentierung scheint ein Ausdrucksmerkmal für eine tiefgehende innere Störung zu sein.

Die Dimension des Körperumfanges unmittelbar vor der Analflosse hatte in dorso-ventraler Richtung eine stärkere Reduktion erfahren. Leider wurden keine Muskelwägungen angestellt, sodass wir über das proportionale Verhalten der einzelnen Muskelregionen nichts genaueres wissen. Hingegen können wir die eine Tatsache als gesichert festhalten, dass der Verlauf des „Hungers" bei diesem Lachs ungeregelter war als bei den Flusslachsen. Bei den letzteren wissen wir seit den Untersuchungen von Miescher, Paton und Greene, dass die Schwanzmuskulatur vom allgemeinen Muskelschwund nicht merklich betroffen wird. Dasselbe gilt auch für die Kiefermuskulatur und etwas weniger ausgesprochen auch für die Brusflossenmuskulatur. Gerade die Tatsache, dass bei diesem Angelhakenlachs die Schwanzmuskulatur in der Region der Anal-

flosse auffallend durch Selbstzehrung abgebaut worden war, sodass sie ihre Sonderstellung innerhalb der Rangordnung des übrigen Muskelsystems aufgeben musste, beweist, dass zwischen einem reinen Selbstzehrungslachs und einem Synchonielachs ein morphologisch erfassbarer Unterschied besteht.

Fassen wir die Tatsachen zusammen, welche den Vorgang der Synchonie vom Vorgange der beim gewöhnlichen „Hunger" auftretenden Selbstzehrung unterscheidet, so kommen wir zu folgendem Ergebnis :

Gemeinsam ist beiden Prozessen der Zustand der Unterernährung; nur ist diese in einem Falle sowohl in Auslösung als im Ablauf erblich festgelegt und periodisch, während sie bei der Selbstzehrung, die wir untersucht haben, durch äussere Umstände aufgezwungen, also unfreiwillig ist. Auch der Vorgang der Synchonie ist, wie wir wissen, ausgezeichnet durch den Prozess der Selbstzehrung; nur ist dieser bei der Synchonie ein einzelnes Glied einer Funktionskette, während er bei der experimentellen Unterernährung den gesamten Vorgang ausmacht. Der Ablauf der Vorgänge ist in beiden Fällen sehr verschieden. Da beide Vorgänge so verschiedene Prozesse der Selbstzehrung aufweisen, haben wir zunächst die Merkmale zu bestimmen, welche diese Selbstzehrung selbst kennzeichnen.

Allgemein ist bekannt, dass ein Organismus, sobald er an der Nahrungsaufnahme gehindert wird, die Vorräte aufgespeicherter Nährstoffe mobilisiert und für den Betriebsstoffwechsel benützt. Die Existenz eines Organismus ist selbstverständlich deshalb nicht ohne weiteres durch Nahrungsmangel gefährdet. Die „Hungerfähigkeit" ist, wie wir hier feststellen wollen, geradezu ein spezifisches Merkmal aller Lebewesen. Wir haben auch bereits ausgeführt, dass der „Hunger" eine bestimmte Form der Ernährung ist. In diesem Zusammenhange interessiert uns nun vor allem die Gesetzmässigkeit dieser Ernährungsform, wie sie sich in der Art und Weise des Organabbaues und Substanzverbrauchs zeigt.

Die grosse Zahl von Untersuchungen an experimentellen Hungertieren, wie auch die kleine Reihe von sorgfältigen Untersuchungen von sogenannten „physiologisch hungernden Tieren" in der freien Natur, haben eine gesetzmässige Reihenfolge der Stoffe festgestellt, welche der Selbstzehrung sukzessive verfallen. Immer wird

zuerst das Fett (Heizfett) abgebaut. Dann folgen Glykogen und die Kohlehydrate und erst hernach die Eiweisse.

Ebenso konnte eine gesetzmässige Reihenfolge der abgebauten Organe nachgewiesen werden. Die Teilnahme der Organe an der Atrophie ist auffallend verschieden, eine Tatsache, die in der Regel viel zu wenig differenziert gesehen wird. Am weitaus geringsten ist der Gewichtsverlust des Gehirns. Er betrug bei unseren experimentellen Hungerforellen 0,5—1,5%, niemals über 2%, während er bei den vielfach untersuchten Homoiothermen höchstens 4% betragen kann. Die Organreihenfolge von den stark und rasch abbaubaren Organen zu den nur langsam und gering verbrauchbaren Organen ist in Tabelle 7 dargestellt. Der Abbau der Hormondrüsen, deren Rangordnung und besondere Stufe nicht in unserer Reihe aufgenommen worden ist, erfolgt aber, wie es scheint, relativ spät, d. h. etwa zwischen dem stärkeren Schwund der Gonaden und dem ersten Abbau des Gehirns. Wir beschränken uns aber auf die Organskala der reinen Selbstzehrung, die wir zum Vergleich neben die entsprechende Organskala der Synchonie in der Tabelle 7 gestellt haben. Die Tabelle will zunächst nur eine allgemeine Orientierung über das gesamte Phänomen geben.

Bei der Synchonie nun, wo die Abbauprozesse zum Teil andere sind und auch bedeutend weiter gehen als bei der gewöhnlichen Selbstzehrung, sind, wie wir wissen, nicht alle Organe der Zehrung unterworfen. Da einige Organe sich dem allgemeinen Schwunde widersetzen können, müssen wir in dieser Hinsicht eine vollständig neuartige Rangordnung beschreiben. Diese besondere Rangordnung wird durch den Vergleich der Abbaureihenfolgen in Tabelle 7 verdeutlicht. Vor allem tritt aus der Tabelle mit grosser Deutlichkeit die Tatsache hervor, dass im Fall der Synchonie die Reihenfolge der abgebauten Organe im Zusammenhang steht mit Aufbau und Umbau bestimmter Organe. Soweit heute feststeht, betrifft dies: Veränderungen (Wachstum) der Schädelknochen bei ♂ und ♀ und Aufbau des Unterkieferknorpels beim ♂ durch Umbau im Skelettsystem. Neubildung von Zähnen, ebenfalls im Zusammenhang mit den Umlagerungen im Skelettsystem und durch Ca- und P-Stofftransport aus den Schuppen. Vor allem aber auch: Aufbau der Gonaden, durch Stofftransport aus der Seitenrumpfmuskulatur und der Bauchflossenmuskulatur.

Vergleichen wir die beiden Organskalen, dann sehen wir, dass

Tabelle 7.

	Selbstzehrung	Synchonie
Rangfolge der abgebauten Organe	1. Fettkörper (bis 95%) 2. Milz 3. Leber 4. Seltener gebrauchte Muskulatur 5. Übrige Muskulatur 6. Pankreas 7. Herz 8. Gonaden 9. Nieren 10. Skelettsystem 11. Gehirn	1. Fettkörper (bis 85%) 2. Seitenrumpfmuskulatur 3. Pankreasgewebe 4. Bauchflossenmuskulatur 5. Teile des Skelettsystems und Schuppen 6. Brustflossenmuskulatur 7. Leber 8. Milz 9. Schwanzflossenmuskulatur 10. Herz 11. Gehirn
Aufbau resp. Umbau von Organen	—	Schädelknochen Unterkieferknorpel Zähne Schuppen Gonaden Milz

die Stellung des Fettkörpers und des Gehirns beiden gemeinsam ist, während die meisten übrigen Organe einen auffallenden Stellungswechsel ihrer Rangordnung vollzogen haben. Vor allem hat ja die Milz, die bei der gewöhnlichen Selbstzehrung sehr früh abgebaut wird, während der Synchonie nicht nur einen länger dauernden Widerstand gegen die allgemeine Atrophie, sondern im Gegenteil eine höchst aktive Funktion und wird erst in der allerletzten Phase der Synchonie, aber auch nur vorübergehend, abgebaut.

Das gleiche gilt von der Leber, die sogar eine Gewichtszunahme erfährt. Die Gonaden, welche beim experimentellen Hunger häufig mehr oder weniger starke Schädigungen erleiden, entwickeln sich während der Synchonie bekanntlich sehr schnell auf Kosten anderer Organe.

Die Gegenüberstellung dieser beiden so auffallend verschiedenen Organreihen dürfte den Unterschied, der zwischen beiden Prozessen besteht, klar verdeutlicht haben. Andrerseits aber können wir gewisse allgemeine charakteristische Merkmale erkennen, die jeden

ng, bei dem Selbstzehrung beteiligt ist, auszeichnen: Vor der Fettabbau als erster Unterernährungseffekt, ferner die he, dass das Skelettsystem, das Herz und das Gehirn Organe welche ihre besondere Rangordnung stets weitgehend be- n können.

aber die reine Selbstzehrung mit der Synchonie endgültig chen zu können, müssen wir die Endphasen beider Unter- ungsformen einander gegenüberstellen. Hier zeigt sich nun, er reine Selbstzehrungsprozess in seiner letzten Phase durch ogische Erscheinungen ausgezeichnet ist. Die Veränderungen, im völlig abgezehrten Zustand des Organismus auftreten, aktisch identisch mit denen, die allgemein bei jedem patho- en Zustand gefunden werden. Wir nennen von zellulären menen: Vakuolisation der Zellperipherie, Verlust der Färb- des Zytoplasmas, ferner Granulabildung, fettige Degene- und Pigmentbildung, hie und da auch hyaline oder wachsige derung des Protoplasmas. Die Geschwindigkeit, die not- ist, damit Unterernährungserscheinungen so ausgesprochen , dass sie zu deutlich erkennbaren pathologischen Erschei- führen, hängt aber vollkommen von der Natur der spe- Unterernährung ab. Wir heben hervor, dass ein Teil der ologischen Vorgänge bei der experimentellen Unterernährung ässig destruktiver Art ist.

haben im Laufe dieser Arbeit im Einzelnen näher ausge- dass das zelluläre Geschehen während der Synchonie keine en Veränderungen zeigt. Selbst die von Miescher noch ige Degeneration der Fibrillen beschriebene „Verflüssigung" skeleiweisses wurde in neuerer Zeit von Greene als Normal- nen aufgedeckt. Greene betont: „Nicht eine einzige Muskel- fällt dem Untergange anheim". Wir selber haben die Greene- Befunde für das zelluläre Gsechehen einer Reihe weiterer ysteme bestätigen können. Unser Nachweis atrophieartiger nerungen der Zellen und der Zellkerne im Darmepithel ist

fallendem Gegensatze: andererseits aber sind Phänomene wie der Winterschlaf so ähnlich, dass eine genauere Abgrenzung der beiden Phänomene als geboten erscheint. Trotz der Ähnlichkeit möchten wir den Vorgang der Selbstzehrung, wie er im Winterschlaf und bei verwandten Erscheinungen auftritt, mit Absicht nicht zum Vergleich mit der Unterernährung des Lachses heranziehen. Im Zustande des Winterschlafes, der Winterstarre oder des Trockenschlafes sind die Lebewesen bei herabgesetzter Lebenstätigkeit unbeweglich, während aber der Lachs gerade umgekehrt sich in einem mehr oder weniger ununterbrochenen Zustand gesteigerter Lebenstätigkeit befindet. Neben den Unterernährungszuständen, welche im Zusammenhang mit Brunftperioden und Sexualfunktion auftreten, wäre der Vorgang der inneren Ernährung beim Lachs am ehesten noch mit Zuständen totaler Unterernährung zu vergleichen, wie sie bei der Metamorphose auftreten.

Metamorphosierende Tiere stellen während einer physiologischen „Krisis" die äussere Ernährung ein. Durch Autolyse und Resorption gewisser Organe und durch die Bildung anderer und neuer Organe gehen diese Tiere aus einer Krisis in eine neue Daseinsform ein, welche nur durch Synchonie, also eine komplizierte innere Ernährung, erreicht werden kann.

Es lag aber nicht in unserer Absicht, eine vergleichende Darstellung der Phänomene der inneren Ernährung zu geben, weshalb die letztgenannten Erscheinungen nur beiläufig im Zusammenhang mit dem Synchoniephänomen genannt wurden, zur Visierung des allgemeinen Problems.

Unser Begriff der S y n c h o n i e umfasst, wie wir an dieser Stelle nochmals hervorheben wollen, zusammen mit dem Merkmal der reinen inneren Ernährung auch das Merkmal des Organaufbaus. Während der typische H u n g e r den gesamten Organbestand des Organismus zwar in bestimmter Rangfolge, aber doch gleichmässig angreift, so beobachten wir im synchonischen Stoffwechsel eine durch höhere Zentren gegensätzlich gerichtete Beeinflussung.

Es wurde von physiologischer Seite betont, dass im Selbstzehrungsabbau der Organe eine Auslese auf Grund ihrer Lebenswichtigkeit oder Entbehrlichkeit stattfinde. Mit dieser Fragestellung kommen wir aber der Natur der Synchonie im Besonderen nicht näher, es sei denn, wir entschliessen uns, auch die Begriffe „Lebenswichtigkeit und Entbehrlichkeit" im Zusammenhang mit

der Synchonie anders zu fassen als bei der reinen Selbstzehrung. Beim Vergleich der beiden Organskalen wurde uns deutlich, dass z. B. die Milz während der Synchoniephase zu einem Organ höchster Lebenswichtigkeit wird, bei der reinen Selbstzehrung aber weitgehend abgebaut werden kann. Die sogenannte „Lebenswichtigkeit" ist also keine absolute starre Grösse, sondern sie unterliegt dem gesetzmässigen Wechsel der Rangordnung von Organsystemen.

Unter denselben Gesichtspunkt fällt auch die Frage nach dem Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe. Man neigt leicht dazu, sich bei Beurteilung eines Organschwundes mit der Festhaltung zu begnügen, das betreffende Organ sei verhältnismässig überflüssig, bereits dadurch, dass es weniger für sichtbare Funktionen gebraucht wird. Miescher hat nachgewiesen, dass die Seitenrumpfmuskulatur neben der Bauchflossenmuskulatur das eigentliche Nährorgan der Synchoniephase darstelle. Miescher entwickelte die Vorstellung, dass der Gefässtonus beim Rheinlachs so lange sinken müsse, bis in irgend einem Organ wegen allzu ungenügender Durchblutung die Gewebeatmung verschlechtert werde und das Gewebe selbst sich dann zur Stoffabgabe an das Blut den neuen Verhältnissen anzupassen versuche. Diesen Vorgang nannte Miescher: Liquidation. Selbstverständlich müsste der Tod des Organismus sehr bald eintreten, wenn infolge der Gefässeinrichtungen lebenswichtige Organe ebenfalls in diesen Zustand der „Unteratmung" kommen würden. Nun haben wir aber im Seitenrumpfmuskel und in der Bauchflossenmuskulatur des Lachses ein relativ entbehrliches Organ zu sehen, welches zudem ausgesprochen massiv und gefässarm ist. Weiterhin ist die Seitenrumpfmuskulatur ein grosses Fettdepot und ausserordentlich reich an lebendem Eiweiss. Soweit im wesentlichen die Anschauung Mieschers über die spezielle Bedeutung dieser Struktur. Vom rein zoologischen Standpunkt aus muss diese Auffassung nochmals stärker unterbaut werden. Die Seitenrumpfmuskulatur ist nicht nur entbehrlich wie irgend ein gewöhnliches Depotorgan, etwa der Fettkörper des Darmes, der an sich ja ein völlig einseitig organisiertes Gebilde darstellt. Die relative Entbehrlichkeit der Seitenrumpfmuskulatur beruht auf ihrem besonderen Bau. Sie ist weitgehend gleichmässig strukturiert und metamer gegliedert und somit nicht im Sinne einer hochspezialisierten Leistungsform ausgebildet. Die Tatsache, dass dieses Organ dem Grundbauplan der Art nahesteht, ist deshalb

von so hoher Bedeutung, weil gerade dadurch das Organ für weitere Leistungen (Mehrleistungen) verfügbar ist. Erst wenn wir diese besondere Organpotenz mitberücksichtigen, haben die von Miescher nachgewiesenen Eigenschaften die Voraussetzung für eine vollwertige innere Ernährung und zugleich für den Stofftransport, d. h. für die Synchonie.

Die Seitenrumpfmuskulatur weist als Organ von geringer Differenziertheit relativ vielseitige Potenzen auf. Das ist schon daran zu erkennen, dass die im Muskelkörper des Lachses diffus verteilten Reservestoffe besonders in dieser Muskelregion angehäuft sind. Das Fett liegt, wie wir durch die Untersuchungen von Mahalanobis und Greene sehr genau wissen, in den Muskeln sowohl inter- als intrafibrillär, und besonders reich ist die Fettbeladung der oberflächlichen Muskeln (Greene 1913). Die Körpermuskulatur hat keine Spezialisierung in irgend einer einseitigen Struktur oder Funktionsrichtung erfahren und scheint demzufolge prädestiniert, um für neue Aufgaben herangezogen zu werden. Da die Reservestoffe im ausgedehnten Muskelsystem verteilt sind, können sie nur durch ein ebenfalls entsprechend ausgebreitetes Gefässystem dem allgemeinen Stoffwechsel zugeführt werden. Wir verdanken Miescher den Nachweis, dass die Einschmelzung der Proteine aus der Muskulatur, welche zum Aufbau der Gonaden verwendet werden, durch den Wechsel von, wie wir sagen, Hyperämie- und Anämiezentren zustande kommt. Der Eiweissbestand einer Muskelregion wird den Durchblutungsverhältnissen bezw. den Sauerstoffverhältnissen des Organs angeglichen. Die Kontraktion und Drosselung der Gefässe, welche zur Anämie einer Muskelregion führt, kann nur erreicht werden, durch eine entsprechend kompensierende Hyperämie an einer anderen Stelle. Die Milz und, wie wir vor allem gezeigt haben, auch der Darm, bilden das Hyperämiezentrum mit mehr oder weniger grösseren Schwankungen. Dies gilt mit Ausnahme der Laichlachsphase im engeren Sinne, wo das Hyperämiezentrum zur Gonade verlegt erscheint, um nachher wieder auf die Milz zurückzuwandern.

Wir haben im Antagonismus von Anämie und Hyperämie eine synchonische Einrichtung vor uns, welche in strenger Beziehung steht zum dominanten Organsystem.

Der Phasenwechsel ist für die Hauptstadien durch die Tatsache gekennzeichnet, dass jeweils das hauptsächlich aktive Organ-

system, kurz das Dominanzsystem, sich die übrigen Organsysteme in nachweisbarer Abstufung dienstbar macht. So steht in der Fressphase das synchonieregelnde Zentrum des Darms in besonderem Zusammenhang mit Fettkörper, Leber und endlich der mässig hyperämischen Milz. Eine entsprechende Beziehung, freilich zu ganz anderen Organen, kann auch während der Synchoniephase beobachtet werden, so vor allem im Zeitpunkt, wo die Hyperämie der Milz und des Darms von der Hyperämie der Gonade abgelöst wird, welche Verhältnisse bei den Ovarien am deutlichsten in Erscheinung treten.

Gerade in der Synchoniephase wird dieser Sachverhalt in den Hyperämieverhältnissen deutlich. Wir haben ja gezeigt, dass die Hyperämie nicht auf die Milz beschränkt bleibt, sondern dass der Darm in seiner passiven Phase mit in diesen Vorgang einbezogen wird. Neben den Hauptgefässen sind die reichen Gefässverzweigungen innerhalb der Darmwand ausserordentlich gut geeignet, um mehr oder weniger lokalisierte Blutansammlungen zu ermöglichen. Das Kreislaufsystem erhält in der Synchonie eine zusätzliche Aufgabe, die auf der Umstimmung der Organsysteme, resp. dem Wechsel der Organhierarchie basiert ist. Die milieuunabhängige Auslösung des Phasenwechsels ist sehr wohl zu unterscheiden von der Milieubezogenheit der einzelnen Phase selbst. Das gesteigerte Wachstum und die enorme Zunahme der Körpersubstanz steht zweifellos in strengem Zusammenhange mit dem marinen Milieu. Die Untersuchungen mit Bachforellen, Meerforellen und Lachsen, welche Willer im Königsberger Fischereiinstitut durchgeführt hat, beweisen wie unsere eigenen Beobachtungen an zweijährigen Aquariumslächslingen, dass der Raumfaktor neben der Wasser- und Nahrungsbeschaffenheit eine entscheidende Rolle für die Grösse und das Gewicht des Fisches spielt. Aber es wäre falsch, über den Aussenfaktoren die Innenfaktoren, zu denen der dargestellte Dominanzwechsel der Organsysteme gehört, zu vergessen.

Jedes von uns untersuchte Stadium war in erster Linie durch die Dominanz eines Organsystems charakterisiert.

Ausnahmelachse.

Wir haben schon öfters darauf hingewiesen, dass trotz der verschiedenen Verhaltensweisen die einzelnen Lachskategorien hin-

sichtlich der Synchonie grösste Übereinstimmung zeigen. Die einzelnen Synchoniestadien treten bei allen Lachsen in gleicher Weise auf. Auf Grund dieses Nachweises sind wir auch berechtigt gewesen, für unsere Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungsschlauches die einzelnen Gruppen wie Wintersalme, Sommersalme und Jakobslachse ohne Betonung der spezifischen Gruppenmerkmale miteinander zu vergleichen.

Neben diesen geringfügigen Gruppenunterschieden haben wir uns noch mit einer Reihe von abweichenden Fällen zu befassen. Es handelt sich dabei um Lachse, welche bisher mehr oder weniger als Kuriosa in der Literatur aufgetaucht sind. Im folgenden soll nun der Versuch einer Einordnung derselben unternommen werden.

A. Willer und W. Quednau (1931) berichten über einzelne Ostseelachse, welche ein krasses Missverhältnis zwischen Länge und Gewicht aufwiesen, also gerade den Merkmalen, welche beim Lachs ein relativ konstantes Verhältnis haben. Es handelt sich um Lachse, welche bei Körperlänge von 93 und 101 cm, Körpergewichte von 3,5 und 5,7 kg statt 5,5 und 6,5 oder 7 kg hatten. Diese Lachse befanden sich damit teilweise unter dem Gewichtsniveau der Laichlachse. Die Forscher glauben, dass es sich hier um Lachse handle (sog. „Jäger"), welche sich nach dem Laichgeschäft zwar erholt hätten, ohne aber die erlittene Entkräftigung durch die Unterernährung trotz des optimalen trophischen Milieus wieder ausgleichen zu können.

Wenn wir die Vorstellung des Organ-Dominanzwechsels auf diese Fälle anwenden, so sehen wir, dass bei diesen abgemagerten Lachsen die Dominanz der Gonade noch nachweisbar ist. Bei einem weiblichen Lachs vom 5. April 1936, der 95 cm lang und 5,1 kg schwer war, somit einen verhältnismässig lange nachwirkenden Abmagerungszustand erkennen liess, konnten wir feststellen, dass der Fettkörper des Darmes nur die Hälfte seines möglichen Ausbildungsgrades erreicht hatte. In bezug auf das Dominanzphänomen bestand bei diesem Lachs noch ein verhältnismässig gut nachweisbarer „Synchoniezustand". Übrige Merkmale, welche dem eigentlichen Synchoniestadium entsprochen hätten, fehlten. Drei weitere weibliche Lachse derselben Grössenordnung fielen uns dadurch besonders auf, dass die Region des Fettkörpers am absteigenden Darmrohr nicht mehr ausgebildet worden und das Divertikelfett

ebenfalls nur zur Hälfte angelagert war. Um diese Fälle deuten zu können, müssen wir uns noch einmal das wesentliche Charakteristikum des Phasenwechsels vergegenwärtigen. Wir sehen es darin, dass die Fressphase und die Synchoniephase jeweils durch eine ganz besondere Umstimmungsphase verbunden sind. Der Dominanzwechsel braucht zu seinem Normalablauf gewisse Umleitungsphänomene, welche entweder zur Fressphase oder zur Synchoniephase überleiten. Wir konnten in einigen Fällen typische Merkmale der Umstimmungsphase vom Synchoniestadium zum Fresstadium beobachten, so die Tatsache, dass die Lachsweibchen die nicht ausgestossenen Resteier in den Ovarien wieder resorbieren. Auch die Reihe der Erscheinungen, welche wir unter dem Begriff der Rückbildung des Verdauungsschlauches zusammenfassen können, gehören hierher, wie auch die teilweise Resorption der freien Milzlappen und Blutkoagula in der Leibeshöhle. Alle diese Merkmale treten noch innerhalb der Phasen der inneren Ernährung auf und scheinen das Gleichgewicht der beiden Extremphasen zu garantieren. Es scheint nun, dass bei unseren abgemagerten Meerlachsen, welche nicht mehr auf den vollen Status devorans gekommen sind, bestimmte Umleitungsvorgänge ausgeblieben sind, wodurch dann die normale Phase des Fresslachses nicht eintreten konnte.

Zu diesen Ausnahmefällen bei Meerlachsen gesellen sich nun auch ebenso auffallende Ausnahmen bei Flusslachsen. Seit von Siebold (1863) über sogenannte „sterile Lachse" berichtet hat, tauchten ähnliche Meldungen bis in die neueste Zeit immer wieder auf, obwohl niemals eine richtige Sterilität nachgewiesen worden ist. Es ist wohl richtig, wenn L. Scheuring (1929) bemerkt, dass der Erklärungsversuch von Siebolds, der Lachs sei im Meer zu fett geworden, um dort selbst die Geschlechtsprodukte bilden zu können, bloss eine Umschreibung von Tatsachen sei. Aber wir können uns der weiteren Tatsache nicht verschliessen, dass der Ernährungszustand in einer Beziehung steht mit dem Phasenwechsel, d. h. mit dem Dominanzwechsel selbst. Alle Versuche, den Ernährungszustand an und für sich für Milieuwechsel und Synchonie verantwortlich zu machen, sind erfolglos geblieben. So ist ja auch die Behauptung Taylors (1928), der Lachs müsse das Meerwasser verlassen, da er infolge seines hohen Fettgehaltes für das Salzwasser zu leicht sei, absolut unhaltbar, wie bereits aus

einem Vergleich der Nordsee- und der Ostseelachse hervorgehen dürfte; denn der Salzgehalt der Nordsee ist 35% und derjenige der Ostsee in der Zone des Danziger Tief, wo die Hauptweidegründe der Ostseelachse sein dürften, beträgt nur 6—10%. Wir beobachten aber in vielen Flüssen, dass Lachse von ausserordentlich verschiedenem Fettgehalt einwandern. Die im Rhein bekannten grossen Wintersalme oder Frühjahrssalme haben durchwegs unentwickelte Gonaden und sind in den meisten Fällen ausserordentlich fett. Es ist dann auch die Regel, dass der Fettkörper den Darm auch in seinem absteigenden Teil fast vollständig umgibt und auch die Gefässe, Arteria mesenterica und Vena intestinalis, im Fett verborgen liegen. Eigentümlicherweise zog sich in diesen Fällen das Darmfett auch zu den Gonaden, was selbst bei den vollfetten Meerlachsen nie beobachtet werden konnte. Ohne dass wir hier die Frage erörtern wollen, um welche Rassen es sich bei dieser besonderen Lachskategorie handelt, beschäftigt uns vielmehr die allgemeine Tatsache, dass diese Lachse in vielen Fällen bereits ein Jahr und mehr vor der Laichzeit einwandern und so, verglichen mit den spät Einwanderern, tatsächlich vorübergehend s t e r i l sind.

Erst von einem gewissen Zeitpunkt der Synchonie an kann das eigentliche Wachstum der Gonade beginnen. Es setzt also erst zu dem Zeitpunkt ein, wo bereits wieder ein eigentlicher Unterernährungszustand eingetreten ist, eine Tatsache, die, abgesehen von den allgemeinen Erfahrungen der Tierzüchter, neuerdings auch von H. Gnuschke (1936) bei Zuchtforellen bestätigt werden konnte. Stieve (1934) beschrieb bei Mastgänsen ebenfalls eine vorübergehende Sterilität.

Von dem Zeitpunkt an, wo durch Selbstzehrung ein entsprechender Entfettungszustand erreicht ist, wird die neue Organdominanz, in diesem Falle die Dominanz der Gonade, wirksam. Wir sahen, dass die Dominanz des Darmes weit über dessen eigentliche Funktionsphase hinaus wirkte. Wir sprechen auch deshalb nicht von einer Ambivalenz zwischen Gonade und Darm, da für den Phasenwechsel die Umstimmungsperiode ebenfalls typisch ist.

Bei unseren „Ausnahmelachsen" handelt es sich also um Fälle, wo die lachstypische Norm des Phasenwechsels überschritten worden ist. Ob diese Fälle einmal eine noch vertieftere Deutung

erhalten können, wird sich erst zeigen, wenn es einmal gelingen wird, den Faktorenkomplex, welcher die Norm des Phasenwechsels entstehen liess, zu fassen.

Dasselbe ist zu sagen von jenen Rheinlachsen, welche nach der Laichzeit zugrunde gehen. Es handelt sich nach W. Schmassmann zweifellos um einen beträchtlichen Prozentsatz, der bei den heutigen Lachsverhältnissen im Rhein leider nicht mehr genauer zu bestimmen ist. Die Zahl der absterbenden Lachse dürfte im Rhein zwischen 10 und 30% zu suchen sein. Da wir wissen, dass die *Oncorrhynchus*-Arten des Pazifik regelmässig nach der Laichzeit absterben, wäre von einem vom entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkt aus durchgeführten Vergleich beider Gattungen eine bedeutende Förderung unseres Problems zu erwarten. Heute können wir nur feststellen, dass die in vieler Hinsicht plastische Gruppe der Salmoniden auch in den Merkmalen der Mortalität und Periodizität ausserordentlich labil geblieben ist.

Es ist nicht unsere Aufgabe gewesen, den Normalablauf der Synchonie an sämtlichen Organsystemen nachzuweisen. Nachdem die Tatsache des Phasenwechsels festgestellt war, haben wir auf die weitere Tatsache hinweisen wollen, dass auch das Extremverhalten, der Dominanzwechsel zwischen Gonade und Darm, ein besonderes Glied dieses Phasenwechsels darstellt. Wir haben weiter oben bei der Behandlung unserer Ausnahmelachse bereits die typische Norm des Verhaltens beim Rheinlachs hervorgehoben. Nun hält ja der Physiologe im allgemeinen bei der Beurteilung einzelner Individuen an der Annahme einer mittleren Verhaltensweise fest, die er in vielen Fällen etwas unbekümmert als die Norm nimmt. Es ist deshalb zwangsläufig, dass in bezug auf eine solch enggefasste Normvorstellung extrem abweichende Verhaltensarten, wie wir sie beim Lachs mehrfach als „normal" aufgewiesen haben, als pathologisch bezeichnet worden sind.

Durch die Auffassung der Phasen und ihrer wechselbezüglichen und ergänzenden Zusammengehörigkeit glauben wir gezeigt zu haben, dass für den Lachs ein sehr viel weiterer Rahmen gespannt werden muss, in dem seine typischen Lebenserscheinungen als „normal" erfasst werden können.

Es zeigte sich, dass auch ein auf den ersten Blick disharmonisches Organverhalten, nämlich starke Abweichungen von der angenommenen Norm eines mittleren Verhaltens, unter dem Gesichtspunkte

des Stadienablaufs betrachtet, wiederum als Teil eines funktionellen Gefüges höherer Ordnung zu verstehen sind.

Die Bezeichnung „Phasenwechsel" darf aber unter keinen Umständen, trotz der für die einzelnen Lachskategorien strengen Regelung im Umfang und Ablauf der Phänomene, als Ausdruck für die Wirkung eines bestimmten Faktors genommen werden. Wir haben deshalb eine streng beschreibende Haltung vorgezogen. Der Status devorans musste, genau wie der Status prolificus, zunächst in seinem Eigenwerte erfasst werden, bevor der ganze Lachszyklus auf Grund der gegenseitigen Beziehungen einheitlich gesehen werden konnte.

Dass der nachgewiesene Phasenwechsel nicht bloss eine vorteilhafte Annahme ist, geeignet einzelne auffälligste Tatsachen des Lachsverhaltens deutlich zu machen, sondern geradezu das ausgezeichnetste Merkmal des ganzen Lachslebens darstellt, hoffen wir gezeigt zu haben. Für die Richtigkeit unseres Standpunktes sprechen auch diejenigen Tatsachen, welche sich bis jetzt einer Deutung widersetzt haben. So die immer wieder auftretenden physiologisch sterilen Lachse, die abgemagerten marinen Lachse, ebenso wie die fast laichreifen, spät einwandernden Lachse.

Wir sind durch diese Auffassung, wie wir betonen möchten, auch davon verschont geblieben, die Synchoniephase zu überwerten. Die Theorienbildung über das „Lachsphänomen" krankt bis heute fast allgemein daran, dass eine einzige Phase als die übergeordnete genommen wird, je nachdem der betreffende Forscher davon überzeugt ist, die Urheimat der Lachse sei das Meer oder aber das Süsswasser.

Das Wesen des Lachszyklus müssen wir zunächst in seiner besonderen gegenwärtigen Erscheinungsform erfassen, und diese zeigt eben einen strengen Wechsel von Fressphase und Synchoniephase, mit nicht einfachen, sondern mannigfachen Beziehungen zum Milieuwechsel.

Gerade der Eindruck der Verborgenheit der Ursachengruppe, die zum Phasenwechsel geführt hat, führt uns zur Auffassung, dass die vertiefte physiologische Analyse zwar wohl die Kettenglieder dieses funktionellen Zusammenhangs im einzelnen erschliessen, nicht aber eines dieser Glieder als die Ursache auszeigen wird.

Uns scheint, dass der Phasenwechsel im Leben des Lachses einen Grundsachverhalt darstellt, dessen Entstehung und

Ausbildung dem phylogenetisch-erdgeschichtlichen Bereiche angehört, also in der Gegenwart erblich festgelegt ist und dessen ursprünglichste „Ursachen" mit unserer Methode nicht weiter geklärt werden können.

V. ZUSAMMENFASSUNG DER UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE.

1. Der Lebenszyklus des Lachses ist gekennzeichnet durch zwei extreme Lebensphasen mit zwei entsprechenden Ernährungsformen. Die äussere Ernährung des Meerlachses ist maximal gesteigert („Status devorans"), die innere Ernährung des zu den Laichplätzen wandernden Lachses ist eine totale („Status prolificus"). Der sogenannte „physiologische Hungerzustand" wird als besondere Ernährungsform (Selbstzehrungsform) mit Organneuaufbau verstanden und mit S y n c h o n i e bezeichnet, die eine von fünf unterscheidbaren Haupternährungsformen im Tierreich darstellt.

2. Es werden sechs Hauptstadien des Lebenszyklus unterschieden, die von ausgesprochenem Eigenwerte sind. Die Jugendphase (Stadium 0) steht der Spätphase deutlich gegenüber. Der Junglachs zeigt eine Reihe von Merkmalen, welche in den Stadien der Spätphase in entwickelter Form nachgewiesen wurden. Die periodischen Schwankungen in der Ernährungslage des Junglachses erweisen sich als genau so milieuunabhängig wie das Auftreten der Synchonie in der Spätphase.

3. Die Stadien werden jeweils durch die typischen Zustände der Gonaden (Reifegrad) und der Körpergestalt und Darmausbildung (Füllegrad) unterschieden. Die Spätphase des Lachses umfasst fünf Stadien:

Stadium I: Fresslachs (Meerlachs),
Stadium II: Voll-Lachs (Synchoniebeginn),
Stadium III: Salm (starke Reifung und starke Abmagerung),
Stadium IV: Laichlachs (vollreifer Lachs),
Stadium V: Verlaichter Lachs (regenerierender Lachs).

4. Der Vergleich von experimentellen Hungertieren mit den synchonischen Lachsen zeigt die Tatsache der verschiedenen Rangordnung der Organsysteme. Die Dominanz des Verdauungssystems während der Fressphase und die Dominanz des Fortpflanzungssystems während der Synchoniephase bestimmen jeweils die Rangordnung der Organsysteme.

5. Die Beziehungen der Organsysteme im Dominanzwechsel zeigen, dass beim Lachs nicht ein einziges mittleres Normalverhalten vorliegt, sondern dass Norm beim Lachs der Phasenwechsel selber ist.

6. Die synchonischen Schrumpfungserscheinungen des Verdauungsschlauches sind Ausdruck für ein stadienrhythmisches Normalgeschehen. Der auffällige Prozess der Darmschrumpfung findet im zytologischen Bilde keinen entsprechenden Ausdruck.

7. Das aus kollagenen Fibrillen bestehende „Stratum compactum" (Oppel) ist ein kompliziert-strukturierter Bindegewebskörper = „Stratum fibrosum" (Baecker) von bestimmter haltebandartiger Funktion zwischen Epithel und Muscularis und musste demzufolge mit dem Begriff „Retinaculum mucosae" neu gefasst werden. Dieser Bindegewebskörper erweist sich als eine besonders geeignete Struktur, den Schrumpfungsprozess des Verdauungstraktus zu normalisieren. Er erweist sich damit als ein typisch ausgesprochenes „Organ des Phasenwechsels".

8. Die mucoiden Epithelzellen des Magens behalten die Fähigkeit der Schleimproduktion in allen Stadien der Synchonie bei. Ebenso die Becherzellen des Darmes. Die in den ersten Synchoniestadien gesteigerte Schleimproduktion ist für das Normalverhalten des synchonischen Verdauungsschlauches typisch.

9. Die einzelnen Magendrüsenzellen erfahren eine geringfügige Verkleinerung an Kern und Plasma, wobei die Kern-Plasmarelation erhalten bleibt. Sekretgranula ist auf sämtlichen Stadien deutlich nachzuweisen.

10. Im Epithel des Darmes und der Gallenblase konnten regelmässig die von Plehn bei der Forelle erstmals nachgewiesenen „Stäbchendrüsenzellen" festgestellt werden.

11. Die histogenen, basophil granulierten Mastzellen konnten in sämtlichen Schichten der Darmwand mit Ausnahme des Epithels nachgewiesen werden. Überdies stellten wir das massige Vorkommen derselben Körnerzellen in der Wandung der Gallenblase, des Gallenblasenganges und im Gang der Schwimmblase fest. Die granulierten Zellen zeigen in allen Stadien einen unveränderten Zustand.

12. Sämtliche Schichten der Darmwand enthalten feinste Fetttröpfchen-Infiltrationen, die besonders zahlreich innerhalb der Ring- und Längsmuskulatur nachgewiesen wurden.

13. Der Golgikörper in den Epithelzellen des Magens zeigt zwei typische Extremzustände. Der Ausdehnungszustand der Golgisubstanz kennzeichnet die Fressphase, der Kontraktionszustand die Synchonie.

14. Die Gallenblase ist während der Synchonie stets entleert. Die Blasenwandung durchläuft einen dem Darmtraktus ähnlichen Schrumpfungsprozess. Die Gallenblase des Salms und ganz besonders aber die des Laichlachses zeigt normale Zystenbildungen an ihrer Oberfläche, die im Stadium V im Zusammenhang mit der Blasenausdehnung und Wiederausdehnung des gesamten Verdauungsschlauchs rückgängig gemacht werden. Die synchonisch eingedickte Galle enthält keine Gallensäure mehr, während im Stadium V wieder von neuem Gallensäure produziert wird. Die Färbung des synchonischen Darmschleims beruht zum Teil auf Biliverdin, dem einzigen nachweisbaren Gallenfarbstoff.

15. Neben der Milzhyperämie tritt im Stadium des Salms auch eine Darmhyperämie auf, welche vor allem in der Region des Querfaltendarmes ihr Zentrum hat. Der synchonische Darm des Salms ist nur verdauungsphysiologisch inaktiv, erhält aber durch die Blutfüllung der Gefässe innerhalb von Submucosa, Muscularis und Serosa eine neue Aktivitätsform. Die Hyperämie der Milz ist nicht auf das Salmstadium beschränkt, sondern ist, wenn auch in geringerem Ausmasse, für das Fresstadium typisch, vor allem aber auch in extremem Umfange für das Stadium des verlaichten Lachses. Die Milz des Lachses besitzt die auffallende Fähigkeit, am Ende des Salmstadiums mittels Abstossung und Loslösung einzelner

blutgefüllter Lappen auf ein anämisches Minimalvolumen zurückzugehen.

16. Das Pankreas zeigt zusammen mit den übrigen Organen ebenfalls ein stadienrhythmisches Verhalten. Abgesehen von der herabgesetzten Färbbarkeit des exokrinen Pankreasgewebes im Salmstadium und im Laichlachsstadium konnten nur Veränderungen in der räumlichen Ausdehnung der diffusen Pankreaszellen festgestellt werden, die im Zusammenhang mit dem Schwund des Fettkörpers stehen.

17. Der Fettkörper selbst zeigt in allen Stadien ein verschiedenes und typisches Aussehen und ermöglicht eine genaue Bestimmung des Füllegrades.

VI. LITERATURVERZEICHNIS.

Vollständige Verzeichnisse der einschlägigen Literatur finden sich bei v. Möllendorf (1932-1935), Morgulis (1923), Scheuring (1929/30), Neresheimer (1937).

1928. Alm, G. *Der Lachs (Salmo salar L.) und die Lachszucht in verschiedenen Ländern.* Arch. f. Hydrobiol. Bd. 19. 1928.

1921. Arcangelis, A. *Lo stratum compactum di Oppel nel tubo digerente dei Vertibrati ed in particolare nei Pesci.* Arch. ital. Anat. 18. 1921.

1925. Aschoff, L. *Handbuch der Pathologie.* Springer, Berlin.

1931. Athanassopoulos, G. *La Propria durant l'inanition.* Bull. Soc. zool. France 55.

1874. Barfurth, D. *Ueber Nahrung und Lebensweise der Salme, Forellen und Maifische.* Diss. Bonn und Arch. F. Naturgesch. I.

1887. —— *Der Hunger als förderndes Prinzip in der Natur.* Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 29.

1939. Baecker, R. *Ueber die als stratum fibrosum (compactum) bezeichnete Grenzschicht im Verdauungskanal der Wirbeltiere.* Zeitschr. f. mikroskop. u. anat. Forschung Bd. 47/1, 1940.

1900/01. Barton, J. K. *A contribution to the anatomy of the digestive tract in Salmo salar.* Journ. of Anat. Physiol. 34/35.

1900. —— *The digestive tract in Kelts.* Journ. of Anat. Physiol. Norm. Pathol. 16.

1903. —— *Notes on the digestive tract of Salmon and Sea Trout kelts from River Tweed.* 20. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland.

1937. Böker, H. *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere.* 2. Bd., *Biologische Anat. d. Ernährung.* G. Fischer, Jena.

1933. Bolton, L. *Basophile (mast) cells in the alimentary canal of salmonoid fishes.* J. of. Morph. 54, 1933.

1917. Boulanger, G. A. *Sur l'origine marine du genre Salmo.* C. R. Acad. sc. Paris, Bd. 165.

1898. Brown, A. *Do Salmon feed in fresh water ?* Zool. Anz. Bd. 21.

1913/20. Calderwood, W. L. *Salmon research.* Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland. 31-38.

1925. —— *The relation of sea-growth and spawning frequency in Salmo salar.* Proc. of the Roy. Soc. of Edinburgh 45.

1927. Follmann, J. *Ueber den Bau der Magenschleimhaut der Forelle.* Diss. Bern.

1894. Fritsch, A. *Der Elbelachs.* Prag, Selbstverlag.

1908. Gerhartz, H. *Geschlechtsorgane und Hunger.* Biochem. Zeitschr. 2.

1898. Gellespie, A. L. and Lockart. *Change in the digestive activity of the secretions of the alimentary canal of the Salmon in different conditions.* Rep. of Roy. Coll. Physic. of Edinburgh 7, und 18 Rep. Fish. Bd. Scotland.

1900. —— *Bacteriology of the alimentary canal of the Salmon in different conditions.* Ebenda.

1936. Gnuschke, H. *Untersuchungen über den Stoffwechsel während des Aufbaus der Fischgonade.* 1936. Dissertation München.

1932. Goertler, K. *Der konstruktive Bau der menschlichen Darmwand.* Morph. Jahrb. Bd. 69.

1912. Greene, C. W. *Anatomy and histology of the alimentary tract of the King Salmon.* Bull. U.S. Bur. Fish. 32.

1914. —— *The storage of fat in the muscular tissue of the King Salmon and its resorption during the fast of the spawning migration.* Ebenda 33.

1889. Gulland, G. *The minute structure of the digestive tract of the Salmon, and the changes which occur in it in fresh water.* 18. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland und Anat. Anz. 14.

1900. —— Dasselbe in: Rep. of Roy. Coll. Physic. of Edinburgh 7.

1900. —— *The anatomy of the digestive tract in the Salmon.* Journ. of Anat. a. Physiol. 15.

1917. Heitz, F. A. *Salmo salar L., seine Parasitenfauna und seine Ernährung im Meer und im Süsswasser.* Diss. Basel (Schweizerbarth, Stuttgart).

1937. Hirsch, G. Ch. *Gründlinien einer Theorie der Golkikörper.* Proceedings Vol. XL, Nr. 8, 1937.

1909. Hoek, P. P. C. *Over den groei van den Zalmen in de eerste levensjaren.* Medeel, ov. Visscherij.

1911/15. Jacobshagen, E. *Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer.* Jenaisch. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 47 und 49.

1937. —— *Mittel und Endarm.* Handb. vergl. anat. Bd. III. p. 563.

1925. Lauterborn, R. *Die Giessen des Oberrheins als Aufwuchsgewässer für den Lachs.* Schw. F. Z.

1905. Leonhardt, E. E. *Der Lachs.* Fischerei-Zeitg. 8.

1915. Lipschütz, A. *Zur allgemeinen Physiologie des Hungers.* Sammlung Vieweg, Heft 20, Braunschweig.

1926. Menzies, W. J. M. *The Salmon, its life-history.* London.

1879. Miescher-Ruesch, F. *Über die Veränderungen, welche im Körper des Rheinlachses vor sich gehen während seines bis zu einem Jahr dauernden Aufenthaltes im Süsswasser.* Verhandl. d. Schweiz. Naturf. Ges.

1880. —— *Statistische und biologische Beiträge zur Kenntnis vom Leben des Rheinlachses im Süsswasser.* Mitt. d. internat. Fischereiausstellung, Berlin.

1897. —— *Histochemische und physiologische Arbeiten* (Briefe). Leipzig.

1923. Morgulis, S. *Hunger und Unterernährung*, J. Springer, Berlin.

1932/36. v. Möllendorf. *Handbuch der mikroskopischen Anatomie.* Springer, Berlin.

1937. Neresheimer, E. *Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas.* Bd. 3, L. 5. *Die Lachsartigen.*

1924. Nordquist, O. *Times of entering of the Atlantic Salmon (Salmo salar L.) in the rivers.* Cons. perm. intern. pour l'explor. de la mer. Rapp. et proc. verb. Vol. XXXIII.

1900. Oppel, A. *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere.* 3 Teile.

1938. Orton, J. H., Jones, J. W., King, G. M. *The sexual stage in salmon parr (Salmo salar L. juv.).* Proceedings of the Royal Society Biol. Sciences V. 125, 1938.

1898. Paton, N. D. *Report of investigations on the life-history of the salmon in fresh water.* Glasgow, Fishery Board of Scotland.

1900. —— & Newbegin. *Further investigations.* Rep. of Roy. Coll. Physic. 7.

1906. Plehn, M. *Ueber eigentümliche Drüsenzellen im Gefässsystem und in anderen Organen bei Fischen.* Anat. Anz. Bd. XXVIII, 1906.

1911. Pütter, A. *Die Ernährung der Wassertiere durch gelöste organische Verbindungen.* Pflügers Arch. Bd. 137.

1922. —— *Die Frage der parenteralen Ernährung der Wassertiere.* Biol. Zentralbl. Bd. 42.

1932. Quednau, W. *Untersuchungen über den Lachs.* II. *Die Angelhakenmethode.* Z.f.F. Bd. 30.

1911. Reibisch. L. s. Lipschütz.

1928/30. Rogosina, M. *Beiträge zur Kenntnis des Verdauungskanals der Fische* I. und II. Zeitschr. mikrosk. anat. Forschung 14 und 20.

1904. Rutter, C. M. *Naturaly history of the Quinnat Salmon.* Bull. U.S. Fish. Comm.

1928. Scheuring, L. und Gaschott, O. *Das Verhalten des Darms beim laichenden Lachs.* Allg. F. Z.

1929. Scheuring, L. *Die Wanderungen der Fische.* Erster Teil. Ergebnisse der Biologie Bd. 5.

1934. Schnakenbeck, W. *Veränderungen im Verdauungstraktus bei Blankaalen.* Zoolog. Anzeiger, Bd. 108, ¾.

1925. Steinmann, P. *Vom Schicksal der abgelaichten Rheinlachse.* Schweiz. Fischerei Zeitg., 23.

1938. Tchernavin, V. V. *Changes in the Salmon Skull.* Transactions of the Zoological Society of London, Vol. XXIV, Part 2.

1931. Willer, A. und Quednau, W. *Untersuchungen über den Lachs (Salmo salar L.).* Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 29.

1936. Wunder, W. *Physiologie der Süsswasserfische Mitteleuropas.* Schweizerbart, Stuttgart.

1899. Yung, E. *Recherches sur la digestion des poissons.* Arch. de Zoolog. expérimentale et générale, 3me série, t. VII.

1905. Zschokke, F. *Der Lachs und seine Wanderungen.* Stuttgart.

BUCHDRUCKEREI KUNDIG
GENF